

SUOMALAISEN ELÄIN- JA KASVITIETEELLISEN SEURAN VANAMON
KASVITIETEELLISIÄ JULKAISUJA

Osa 6. N:o 6.

ANNALES BOTANICI SOCIETATIS ZOOLOGICÆ-BOTANICÆ FENNICÆ VANAMO
Tom. 6. N:o 6.

ÜBER WURZELSYSTEME
UND
WURZELAUSBREITUNG DER WIESEN-
PFLANZEN AUF VERSCHIEDENEN
WIESENSTANDORTEN

VON

K. LINKOLA und AILI TIIRIKKA

Mit 24 Abbildungen und 8 Tabellen im Text

Suomenkielinen selostus:

Niittykasvien juuristoista ja juurtumasuhteista erilaisilla
niittykasvupaikoilla

HELSINKI 1936

HELSINKI 1936

DRUCKEREI-A.G. DER FINNISCHEN LITERATURGESELLSCHAFT

VORWORT.

Die vorliegende Untersuchung schliesst sich den Wurzeluntersuchungen an, die in den letzten Jahren in den wichtigsten Pflanzenformationen Finnlands ausgeführt worden sind und von welchen diejenigen über die Moorpflanzen (METSÄVAINIO 1931) und Wasserpflanzen (MURÉN 1934) schon im Druck erschienen sind. Alle diese Untersuchungen haben vor allem den Zweck gehabt, die Längen-, Verzweigungs- und Tiefenverhältnisse des Wurzelsystems der einzelnen Pflanzenarten auf repräsentativen Standorten bestimmter Hauptformationen klarzulegen und zugleich die allgemeinen Züge der vertikalen und waagerechten Wurzelerstreckung auf den betr. Standorten ins reine zu bringen. Durch diese vergleichende Untersuchungen dürften die Möglichkeiten zum Verstehen mehrerer ökologischer Verhältnisse von einer bis jetzt verhältnismässig mangelhaft bearbeiteten Seite einigermaßen Bereicherung finden können.

Die Wiesen verlockten uns zu einer näheren Kenntnisnahme der Bewurzelungsverhältnisse ganz besonders aus dem Grunde, weil es sich hier um Standorte handelt, wo Sprossdichte und Artenreichtum auf kleinen Flächeneinheiten ihren Höhepunkt in der nordischen Natur erreichen dürfte¹ und wo folglich die Wurzelsysteme zahlreicher Arten sich in einer Verflechtung und Konkurrenz drängen, die ihresgleichen sucht. Auch die Frage nach einer even-

¹ Auf der von uns untersuchten Alchemillawiese wachsen durchschnittlich 17 Gefässpflanzenarten pro qdm. Rechnet man hierzu noch die Jungpflanzen und Keimlinge, so steigt die Anzahl auf 21. Die durchschnittliche Zahl der Luftsprosse der erwachsenen Pflanzenindividuen und älteren Jungpflanzen beträgt 64 pro qdm, davon 12 fertile, die Anzahl der Keimlinge 48. Wir haben also im Mittel 1,1 Individuen bzw. Luftsprosse pro qcm! Auf unseren anderen Wiesen liegen die entsprechenden Werte nicht wenig niedriger, jedenfalls aber im Verhältnis sehr hoch.

tuellen Schichtung der unterirdischen Pflanzenteile bildet an ähnlichen Standorten überdies ein Thema von speziellem Interesse und wurde nach Möglichkeit in unserem Arbeitsprogramm berücksichtigt.

Wurzeluntersuchungen auf Wiesen schienen uns um so mehr wünschenswert, als solche nur in äusserst beschränktem Umfang ausgeführt worden sind. Uns sind nur zwei Arbeiten bekannt, die in zahlreicherer Menge Angaben über die Bewurzelungsverhältnisse einzelner Arten auf wirklichen Wiesen enthalten, und zwar sind es diejenigen von SUKATSCHEW (1916) und KÄSTNER (1920). Doch auch diese Angaben sind nur wenig detailliert. Die Ausführungen ANDERSONS (1927) über Wurzeln zahlreicher Annuellen und Staudenarten auf wiesenähnlichen Kalkböden Englands sind zwar sehr aufschlussreich, die Standorte stehen aber edaphisch und folglich auch in betreff des Bewurzelungshaushaltes den gewöhnlichen nord- und mitteleuropäischen Wiesen recht fern. Dies gilt noch mehr in bezug auf die »grassland formation«, wo WEAVER (1919, 1920) seine bekannten Wurzeluntersuchungen angestellt hat und die hauptsächlich Steppen darstellt.

Die vorliegenden Untersuchungen wurden im Kirchsp. Sortavala in Ostfinnland, an der NW-Küste des Ladogasees angestellt. Hier arbeiteten wir auf speziell ausgesehenen kleinen Wiesenstellen Mitte des Sommers 1931 6 Wochen, im Hochsommer 1932 noch weitere 4 Wochen. Ergänzende Ausgrabungen wurden von dem einen Verfasser (K. L.) mit gewandter Beihilfe des Gymnasialschülers P. POUTAINEN noch in den Sommern 1935 und 1936 ausgeführt (im ganzen etwa 40 Arbeitstage). Im Sommer 1935 stellte der andere Verfasser (A. T.) auf ein paar Wiesen in einer anderen Gegend Südfinnlands (Kirchsp. Hattula in Südhäme) vergleichende Beobachtungen an.

Leider wurden wir durch andere Betätigungen verhindert, unsere Forschungen auch auf die Feucht- und Nasswiesen zu erstrecken. Auf diesen wurden nur einige Bestimmungen über die Gesamtmenge der Wurzeln in verschiedenen Bodentiefen ausgeführt.

Einige Hauptresultate der vorliegenden Untersuchung sind in einer vorläufigen Mitteilung (LINKOLA 1936) bekanntgemacht worden.

INHALTSVERZEICHNIS.

	Seite
I. Die Untersuchungsplätze	4
A. Antennaria-, Nardus- und Alchemillawiesen in Vuorlahti ..	1
B. Andere Untersuchungsplätze in Vuorlahti	2
C. Die Untersuchungsstellen im Kirchspiel Hattula	3
II. Die edaphischen Verhältnisse auf den Untersuchungsplätzen	4
A. Antennaria-, Nardus- und Alchemillawiesen in Vuorlahti	4
B. Die übrigen Untersuchungsstellen in Vuorlahti	15
C. Die Untersuchungsplätze in Hattula	16
III. Die Vegetation der Untersuchungsplätze	17
A. Antennaria-, Nardus- und Alchemillawiesen in Vuorlahti	17
B. Die übrigen Untersuchungsstellen in Vuorlahti	20
C. Die Untersuchungsplätze in Hattula	21
IV. Methodisches bei den Wurzeluntersuchungen	23
A. Die Untersuchung der einzelnen Arten	23
B. Bestimmung der Wurzelmenge in verschiedenen Tiefen des Wiesenbodens	25
V. Beschreibung der Wurzelsysteme und Bewurzelungsverhältnisse bei den untersuchten Pflanzenarten	27
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	29
<i>Agrostis capillaris</i>	30
<i>Deschampsia caespitosa</i>	32
<i>D. flexuosa</i>	33
<i>Poa angustifolia</i>	35
<i>Festuca rubra</i>	35
<i>F. ovina</i>	37
<i>Nardus stricta</i>	38
<i>Carex Goodenowii</i>	41
<i>C. pallescens</i>	42
<i>Luzula multiflora</i>	44
<i>Rumex acetosa</i>	45
<i>R. acetosella</i>	47
<i>Polygonum viviparum</i>	49
<i>Stellaria graminea</i>	50
<i>Cerastium caespitosum</i>	52

<i>Viscaria vulgaris</i>	54
<i>Lychnis flos cuculi</i>	55
<i>Dianthus deltoides</i>	56
<i>Trollius europaeus</i>	58
<i>Ranunculus auricomus</i>	59
<i>R. acris</i>	60
<i>R. polyanthemus</i>	61
<i>Potentilla argentea</i>	62
<i>P. erecta</i>	63
<i>Geum rivale</i>	64
<i>Filipendula ulmaria</i>	64
<i>Alchemilla pastoralis</i>	65
<i>A. glomerulans</i>	67
<i>Trifolium spadicum</i>	67
<i>T. repens</i>	68
<i>T. pratense</i>	70
<i>Vicia cracca</i>	82
<i>V. sepium</i>	83
<i>Lathyrus pratensis</i>	84
<i>Linum catharticum</i>	85
<i>Polygala amarellum</i>	86
<i>Viola canina</i> *montana	87
<i>Pimpinella saxifraga</i>	90
<i>Myosotis micrantha</i>	94
<i>Prunella vulgaris</i>	94
<i>Veronica verna</i>	95
<i>V. chamaedrys</i>	96
<i>V. officinalis</i>	97
<i>Galium uliginosum</i>	98
<i>G. boreale</i>	99
<i>G. verum</i>	100
<i>Knautia arvensis</i>	102
<i>Campanula rotundifolia</i>	106
<i>C. patula</i>	108
<i>Antennaria dioeca</i>	109
<i>Achillea millefolium</i>	110
<i>Chrysanthemum leucanthemum</i>	111
<i>Cirsium palustre</i>	113
<i>C. heterophyllum</i>	114
<i>Centaurea phrygia</i>	115
<i>Hypochaeris maculata</i>	116
<i>Leontodon hispidus</i>	120
<i>L. autumnalis</i>	122
<i>Hieracium pilosella</i>	122
<i>H. succicum</i>	124

VI. Wurzelgestaltung bei den untersuchten Wiesenpflanzen	125
VII. Wurzellänge, Tiefgang und Breite des Wurzelsystems sowie Form und Grösse des Wurzelraumes	133
A. Wurzellänge	133
B. Tiefgang der Wurzeln	139
C. Die vorherrschende Tiefenlage der absorptionsfähigen Wurzel- teile	144
D. Breite des Wurzelsystems	146
E. Form des Wurzelraumes	147
F. Grösse des Wurzelraumes	149
VIII. Verteilung der gesamten Wurzelmenge auf die verschiedenen Tiefen des Wiesenbodens	153
IX. Kausales über die Grösse der Wurzeltiefe auf den verschiedenen Wiesenstandorten	159
X. Über Wurzelschichtung im Wiesenboden	176
XI. Zusammenfassung	187
Literaturverzeichnis	195
Suomenkielinen selostus	201



Digitized by the Internet Archive
in 2025

I. DIE UNTERSUCHUNGSPLÄTZE.

A. ANTENNARIA-, NARDUS- UND ALCHEMILLAWIESEN IN VUORLAHTI.

Die Wurzeluntersuchungen wurden in aller Hauptsache auf einer grossen »natürlichen« Wiese, »Vuorlahden niitty« (Wiese von Vuorlahti), ausgeführt, gelegen in Ostfinnland, im Kirchsp. Sortavala, etwa 9 km S von der Stadt Sortavala ($61^{\circ} 40'$ n.Br.). Die Wiese liegt ganz am Ufer des Ladogasees und hat ein Areal von ungef. 20 ha.¹ Vor langem einmal aus Wald (durch Brandkultur) und Bruchmoor gerodet, ist sie nun seit Menschengedenken nur als »natürliche« Wiese benutzt worden. Der Einfluss der Kultur beschränkt sich seit altersher hauptsächlich nur auf die Heumähd, die nur einmal im Sommer, und zwar in altmodischer, sehr unrationeller Weise erst Ende Juli – Anfang August stattfindet. Das Gras wird mit der Mähmaschine abgemäht und während ein paar Tagen auf dem Wiesenboden liegen gelassen, wo es dann nach Bedarf mit Handrechen umgewendet wird und so zu Heu trocknet. Düngung kommt nicht vor.

Auf dieser Grosswiese sind Wiesenstandorte mancher Art und entsprechend verschiedenerlei Wiesenvegetation, von Trockenwiesen bis zu den Nasswiesen, vertreten. Bei der Auswahl der für unsere Wurzeluntersuchungen speziell geeigneten Wiesenflächen war fol-

¹ Sollte eigentlich heissen: »hatte ein Areal von ungef. 20 ha«. Denn im Sommer 1934 wurde die lange geplante Urbarmachung der betr. Grosswiese ins Werk gestellt und die Wiesenfläche unter den Pflug versetzt. Durch Verpachtung war es jedoch dem einen Verfasser (K. L.) möglich, etwa 1 ha als Naturreservat zu retten und zwar gerade denjenigen Teil der Wiese, in welchem die meisten Wurzeluntersuchungen ausgeführt worden sind. Nunmehr ist dieses kleine Wiesenreservat in den Besitz der Forstwissenschaftlichen Forschungsanstalt übergegangen.

gendes ausschlaggebend: die Untersuchungsplätze hatten typisch und reif ausgebildete Soziationen mit homogener Vegetation und womöglich in den nordischen Verhältnissen weiter Verbreitung zu vertreten; zugleich hatten sie gut markierte, deutlich verschiedene und homogene Standorte zu vertreten und durften auch nicht weit von einander gelegen sein; um exakte und erfolgreiche Vergleiche ausführen zu können, schien es uns sehr wichtig, dass die zu untersuchenden Stellen zahlreiche gemeinsame Pflanzenarten aufzuweisen hätten. Die Wahl fiel auf drei, uns durch frühere pflanzensoziologische Beobachtungen gut bekannte Wiesen-siedlungen, die im folgenden *Antennaria*-wiese, *Nardus*-wiese und *Alchemilla*-wiese genannt werden sollen. Diese Siedlungen liegen nur 20–75 Schritt voneinander entfernt in der Nähe einer alten Heuscheune »Kannaslato«, unser »Feldlaboratorium«. Auf diesen drei Spezialflächen, und zwar fast ausschliesslich auf Arealen zu 250–500 m² in den zentralen Teilen der betr. Wiesensiedlungen wurde die überwiegende Mehrzahl unserer Ausgrabungen der Wurzelsysteme ausgeführt und auf diesen Untersuchungen fusst auch das meiste, was im folgenden über die Wurzeln der Wiesenpflanzen berichtet wird.

B. ANDERE UNTERSUCHUNGSPLÄTZE IN VUORLAHTI.

Ein paar Pflanzenarten (*Deschampsia flexuosa*, *Pimpinella saxifraga*, *Hypochoeris maculata*), die nicht auf der oben erwähnten *Alchemilla*-wiese anzutreffen waren, wurden in verwandter Vegetation anderswo auf der Vuorlahti-Wiese untersucht, und zwar in einer anderen Siedlung derselben Soziation (im folgenden *Alchemilla*-wiese II genannt) oder in einer Siedlung, die eine Fazies derjenigen Soziation vertritt, zu welcher die *Alchemilla*-wiese gehört (*Deschampsia flexuosa*-*Alchemilla*-wiese). Zwei von den betr. Arten (*Pimpinella*, *Hypochoeris*) wurden ausserdem noch auf einer *Hainwiese* ausgegraben.

Bestimmungen der allgemeinen Wurzelmenge und -Tiefe wurden ausser auf den *Antennaria*-, *Nardus*- und *Alchemilla*-wiesen auch auf drei anderen Wiesentypen vorgenommen. Diese sollen hier nach ihren Soziationsnamen genannt werden: *Deschampsia caespitosa*-*Carex Goodenowii*-*Filipendula*-*Clima-*

cium-Siedlung, *Nardus-Carex Goodenowii-Viola palustris-Sphagnum*-Siedlung und *Agrostis canina-Carex Goodenowii-Comarum-Drepacnoladus*-Siedlung. Ihre für die Wurzeluntersuchungen in Anspruch genommenen Siedlungen sind unweit SW bzw. W von der Heuscheune »Ylälato» in einer langen Talsenke gelegen.

C. DIE UNTERSUCHUNGSSTELLEN IM KIRCHSPIEL HATTULA.

Vergleichshalber wurden vereinzelte Wurzeln einiger Wiesenpflanzenarten in einer ganz anderen Gegend des südlichen Finnlands, im Kirchsp. H a t t u l a, Dorf Vuohiniemi ($60^{\circ} 59' \text{ n. Br.}$), ausgegraben. In dieser Gegend, wo die Wiesen schon fast durchweg in Ackerland übergeführt worden sind, war es nicht möglich, eine so alte »natürliche» Wiesenvegetation wie in Vuorlahti aufzudecken. Doch gelang es auf der kleinen Insel Niinisaari zwei mindestens 20 Jahre alte kleine Wiesenflächen mit fast gleichen Standortverhältnissen wie auf der Vuorlahti-Wiese als Beobachtungsplätze zu finden. Dazu kam noch ein dritter Standortstyp, der in Vuorlahti nicht für spezielle Untersuchungen benutzt wurde. Diese Stellen werden in folgenden »Trockenwiese in Hattula», »Frischwiese in Hattula» und »*Deschampsia caespitosa-Filipendula*-Wiese in Hattula» genannt. Die auf diesen Stellen gemachten, vereinzelt und weniger vollständigen Beobachtungen werden unten nur ergänzungsweise erwähnt.

II. DIE EDAPHISCHEN VERHÄLTNISSE AUF DEN UNTERSUCHUNGSPLÄTZEN.¹

A. ANTENNARIA-, NARDUS- UND ALCHEMILLAWIESEN IN VUORLAHTI.

Auf den drei Spezialflächen wurden im Zusammenhang mit anderen auf der Vuorlahti-Wiese angestellten Untersuchungen schon im Sommer 1930 Bestimmungen der pH- und Feuchtigkeitsverhältnisse sowie der Grundwasserhöhe ausgeführt. Schon vordem war auf der Wiese eine Höhen- und Bodenartenkartierung durchgeführt worden. Bei allen diesen Arbeiten durften wir uns der grossen Sachkenntnis und opferwilligen Freundlichkeit des Dozenten (nunmehr Professor) der Kulturtechnik, Dr. P. KOKKONEN erfreuen. Die pH-Bestimmungen wurden unter Anwendung der Kinhydron-Methode mittels des Cambridge-Potentiometers aus frischen, am 17.–19. VI. 1930 entnommenen Bodenproben ausgeführt. In den gleichen Tagen, nach einer Reihe von mehreren regenlosen Tagen, wurden auch Bodenproben für

¹ Über sonstige standörtliche Verhältnisse sei folgendes mitgeteilt: Alle Untersuchungsplätze in Vuorlahti, die Hainwiese ausgenommen, liegen ganz sonnenoffen. Die Dauer der Schneedecke beträgt in der Gegend im Mittel 162 Tage, die jährliche Regenmenge 600 mm (mit einem ziemlich schwachen Maximum im August), die mittlere Julitemperatur + 16.5° C, Februar – 9.5° C. In verschiedenen Jahren können aber besonders die Regenverhältnisse recht stark variieren. So betrug die Regenmenge der Monate Mai – September im Sommer 1930 bzw. 62.6, 55.4, 34.6, 129.3 und 47.6 mm; im Sommer 1931 waren die entsprechenden Werte 20.4, 50.5, 49.5, 84.3 und 89.6 mm (alle diese Angaben nach den Regenmessungen der meteorologischen Station Sortavala, etwa 9 km N von unserer Wiese). Die entsprechenden Verhältnisse in Vuohiniemi weichen von denjenigen in Vuorlahti nicht wesentlich ab.

die Bestimmung des Wassergehalts entnommen, um später im Laboratorium in üblicher Weise behandelt zu werden. Später wurde an denselben Bodenproben noch das spezifische Gewicht, die Porosität sowie die Wasserkapazität bestimmt, alles aus Proben, die meistens leider nicht mehr die ursprüngliche Lagerung aufwiesen. Für diese Bestimmungen, die alle nach WAHNSCHAFTE-SCHUCHT (1924) ausgeführt wurden¹, sind wir Herrn Mag. phil. R. KALAJOKI, Bodenkundliche Abteilung der Forstwissenschaftlichen Forschungsanstalt in Helsinki, zu grossem Dank verpflichtet.

Ergänzungsweise wurden noch Anfang Juli 1934 einige Untersuchungen über die Grundwasserhöhe angestellt, ferner Mitte Juni 1936 aus Bodenprofilen der Antennaria- und Narduswiesen Bodenproben genommen und auf ihre pH-Werte hin mit Hilfe des Cambridge-Apparats von Mag. phil. J. SOVERI untersucht.

Gleichzeitig mit Proben für die Wassergehaltsbestimmung wurden auch Proben zwecks chemischer und mechanischer Bodenanalysen² verwahrt. Die chemischen Bodenanalysen sind später vom Staatlichen Landwirtschaftlich-Chemischen Laboratorium in Helsinki, die mechanischen Analysen vermittels des Atterbergschen Verfahrens (die organischen Stoffe wurden durch Behandlung mit Wasserstoffsperoxyd entfernt) im Botanischen Laboratorium der Universität Helsinki von Mag. phil. OSMO II. PORKKA ausgeführt worden.

Im Sommer 1936, am 17. Juni (der Sommer war sehr früh; *Chrysanthemum leucanthemum* begann eben zu blühen), wurden Proben der Bodenluft zwecks Kohlendioxydbestimmungen serienweise aus einigen Bohrlöchern entnommen. Der Luftinhalt einer 60 cm langen Bodensonde (konstruiert von Dipl. Ing. V. MANTERE) nebst zugehörigem kurzem Gummischlauch betrug nur 0.5 ccm (Abb. 1), einer 110 cm langen Sonde 1 ccm, so dass zur

¹ Das spezifische Gewicht genauer gesagt nach ALBERT und BOGS (WAHNSCHAFTE u. SCHUCHT 1924, S. 161); als Flüssigkeit wurde Methylalkohol benutzt. Die Berechnung der Porosität geschah nach der Formel

$100 - \frac{V_s \cdot 100}{S}$, die Bestimmung der Wasserkapazität nach den Anweisungen a bei WAHNSCHAFTE u. SCHUCHT (l.c.).

² Aus den Bodenproben wurde die Hauptmenge der Wurzeln und Rhizome vor dem Analysieren der Proben entfernt.

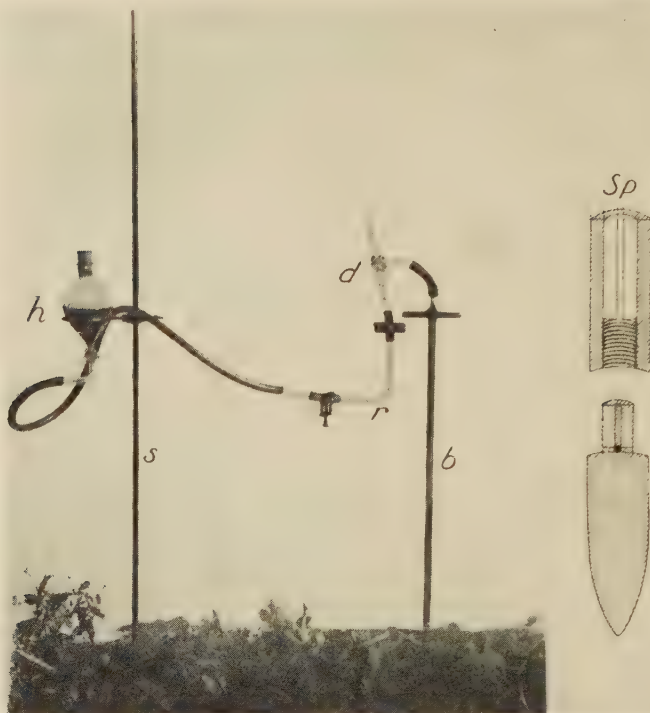


Abb. 1. Apparatur zum Aufsaugen und Aufbewahren von Bodenluftproben. b Bodensonde (Messingröhre mit eingeschobener und luftdicht angekitteter Glaskapillare), d Dreiwegehahn, h Hahntrichter mit Quecksilber, r Luftrezipient, s Stativ (das untere, spitze Ende in die Erde eingestochen), Sp Spitzenteil der Bodensonde mit losschraubbarem, nicht ganz luftdicht schliessendem Spitzenstück (Längsschnitt, $\frac{1}{4}$).

Luftspülung, die sich mittels eines Dreiwegehahns im einfachen Quecksilbersaugapparat sehr praktisch auf einmal ausführen liess, nicht mehr als 1 bzw. 2 ccm Luft erforderlich waren. Die Luftrezipienten mit Quecksilberschluss hatten einen Inhalt von 5 ccm. Mit ein paar Ausnahmen gelang es diese Luftmenge aus allen Bodentiefen sehr leicht zu erhalten; ausnahmsweise begnügten wir uns mit 2 ccm Luft. Die CO_2 -Bestimmungen wurden von Mag. phil. AINO PEKKARINEN im Proped. Chemischen Laboratorium der Landw.-forstwiss. Fakultät der Universität Helsinki aus-

geführt. Die Methode war die von Prof. Dr. Y. KAUKO (1934, 1935) neuerdings eingeführte potentiometrische Methode zur Bestimmung der Luftkohensäure, eine Methode, die im vorliegenden Falle mit Fehlermöglichkeiten von höchstens 5 % arbeitete.

Indem hier betreffs verschiedener Einzelheiten auf die Tabellen 1–5 hingewiesen sei, geben wir eine kurze vergleichende Beschreibung der wichtigsten edaphischen Verhältnisse auf den drei Spezialflächen.

1. *Antennariawiese* (Trockenwiese). Diese Wiese, die ein Areal von etwa 500 qm umfasst und wo die Untersuchungen auf einer Fläche von etwa 300 qm ausgeführt wurden, liegt auf einer leicht gewölbten *Sandanhäufung*, die sich 4–4.5 m über den normalen Wasserspiegel des Ladoga erhebt. Die Sandschicht ist nur 1–1.5 m dick und hat sich als eine Strandakkumulation über eine Lehm- bzw. Tonschicht angehäuft, die wir auch unter der Sandschicht der Narduswiese antreffen, die aber auf der Alchemillawiese nur von Mull bedeckt wird. Wie die mechanische Bodenanalyse zeigt (Tab. 1), ist der Sand von mittelgrober Beschaffenheit, doch nicht einheitlich gleich, sondern besonders tiefer oft schichtenweise kiesreich, von einer Tiefe von 40–50 cm an mit ganz kleinen Steinen untermischt. Einen 30 cm tiefen Profilschnitt des Antennariabodens sehen wir auf der Abb. 2 a.

Eine eigentliche *Humusschicht* ist nicht vorhanden, auf der Oberfläche liegt aber gewöhnlich unter einer spärlichen Förmaschicht eine etwa 0.5–1 cm dicke, hauptsächlich aus Wurzelstöcken und Wurzeln gebildete Schicht von torfartiger Konsistenz, die jedoch deutlich sandversetzt ist. Die oberste 8–12 cm dicke Bodenschicht ist ziemlich reich an organischen Stoffen (6 %) und folglich dunkelgrau gefärbt und ziemlich gut zusammenhaltend. Unter dieser Schicht folgt unmittelbar der braune, lose Sand oder auch sieht man hier Andeutungen einer grauen Bleicherdeschicht von verschiedener, meistens sehr geringer Dicke.

Infolge der leichten Durchlässigkeit des Sandes ist der Boden als *trocken* (Tab. 2) zu bezeichnen. Der beträchtliche Humusgehalt der obersten Schichten hat indes einen nicht unbedeutenden Wassergehalt (14 Gewichts-%) hier zur Folge. Fast in jedem Sommer trifft allerdings auf dieser Wiese während der längsten regenlosen Periode ein starkes Verwelken und Vergilben der Pflanzen ein, was in den

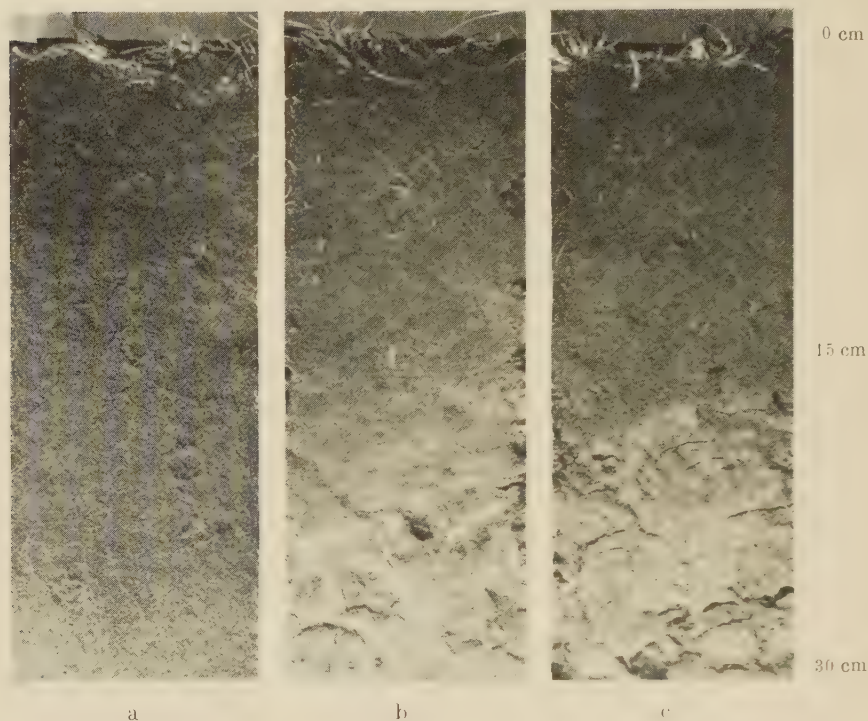


Abb. 2. Bodenprofile von den Spezialflächen. a. Antennariawiese, b. Narduswiese (die Sandschicht ist auf der betr. Stelle ausnahmsweise nur etwa 20 cm dick), c. Alchemillawiese.

anderen Wiesenbeständen nicht zu bemerken ist. Der Grundwasserspiegel liegt etwa 2 m (195 cm) tief, im Lehm Boden weit unter der Sandschicht. — Die Durchlüftung ist gut (vgl. Tab. 8, S. 168).

Die pH-Werte variieren in den oberflächlichsten Bodenschichten bei pH 5.3–6.0 (5.3, 5.6, 5.7, 5.9, 6.0), in einer Tiefe von 9–10 cm bei 5.2–5.7 (5.6, 5.6, 5.2, 5.5, 5.7); in den grösseren Tiefen ist die Reaktion ungefähr die gleiche (Tab. 5). Eine Förmprobe gab einen pH-Wert von 5.6. Auch die Bodenreaktion im Kiefernwalde, der in der unmittelbaren Nähe der Antennariawiese, nördlich von ihr auf Sandboden steht, weist ziemlich hohe pH-Werte auf: im Waldtorf 5.2, im Sande 9–10 cm tief 5.9. Der Wald gehört denn auch zu den halbhainartigen, relativ artenreichen Waldtypen, möglicherweise zum *Vaccinium-Fragaria*-Typ.

Tabelle 4. Mechanische Bodenanalysen von den Spezialflächen.¹

Bodenart	Boden- tiefe cm	< 0.002		0.002 —		0.006 —		0.02 —		0.06 —		0.1 —		0.2 —		0.6 —		2.0 —		5.0 —		> 5.0		Hygro- skopi- zität ² %
		mm	%	mm	%	mm	%	mm	%	mm	%	mm	%	mm	%	mm	%	mm	%	mm	%	mm	%	
Antennariawiese	Sand	1—10	1.60	0.61	1.38	1.42	0.63	10.30	72.20	9.51	18.43	2.35	7.54	0.21	0.23	—	—	—	—	—	—	—	—	1.24
»	»	18—25	0.19	0.11	0.51	0.96	2.66	5.23	59.91	18.43	7.54	0.21	0.23	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0.24
Narduswiese	Feiner Sand	3—12	1.58	0.75	1.57	1.31	0.75	73.46	19.41	0.96	0.54	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1.44
»	»	15—25	2.48	0.69	0.96	1.01	0.68	78.65	14.76	0.54	0.23	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0.53
»	Feinsand, Lehm	30—35	8.84	7.09	14.61	18.09	3.01	24.52	18.03	5.77	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2.81
Alchemillawiese	Mullreich, Lehm	0.5—5	14.96	7.30	17.12	10.64	3.91	39.40	13.96	1.22	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	4.05
»	Lehm	6—15	17.27	9.33	16.76	16.66	8.94	27.65	3.21	0.78	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2.34
»	»	22—27	18.00	11.74	27.40	29.19	6.41	6.83	0.27	0.17	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1.26
»	Ton	3—12	54.16	18.78	13.29	9.48	0.73	3.40	0.16	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2.06

¹ Die Bodenproben sind denselben Bodenprofilen entnommen wie diejenigen, die zur chemischen Bodenanalyse dienten; die vierte Probe von der Alchemillawiese stammt jedoch 20 Schritte abseits von der Entnahmestelle der anderen Proben, und zwar von der artenreichsten Stelle der Alchemillawiese.

² Die Hygroskopizitätszahlen gelten für die ursprünglichen, nicht mit Wasserstoffsuperoxyd behandelten Bodenproben.

Tabelle 2. Wassergehalt des Bodens der Spezialflächen in Gewichtsprozenten (bezogen auf das Frischgewicht der Bodenproben).

20. VI. 1930.

Bodentiefe	Antennaria- Wiese	Nardus- Wiese	Alchemillawiese	
			a	b
0—4 cm	14.0	51.5	—	—
3—6 »	—	—	50.1	47.8
9—12 »	6.9	16.6	—	—
13—16 »	—	—	25.3	34.7
27—30 »	—	9.0	—	18.2
41—44 »	—	—	—	15.6
55—58 »	—	—	—	20.7 ¹

¹ Die Grundwasserhöhe betrug hier 58 cm. Schon bei einer Tiefe von 35 cm beginnend waren die Erdspalten im Ton sichtlich feucht.

Tabelle 3. Spezifisches Gewicht, Porosität und Wasserkapazität einiger Bodenproben von den Spezialflächen.

	Boden- tiefe cm	Vs Scheinbares spezi- fisches Gewicht (Volumgewicht)	S Wirkliches spezi- fisches Gewicht	Vp Porosität (Volum-%)	VK Wasserkapazität (Gewichts-%)	VK Wasserkapazität (Volum-%)
Antennariawiese	0—4	1.10	2.46	55.3	40	44.0
»	9—12	1.36	2.56	46.5	24	32.6
Narduswiese	0—4	0.48	2.17	77.9	75	36.0
»	9—12	1.31	2.57	49.1	27	35.4
»	27—30	(1.55)	2.70	(42.6)	26	(40.3)
Alchemillawiese (a)	3—6	0.66	2.36	72.1	53	35.0
»	13—16	1.29	2.54	49.3	26	33.5
» (b)	3—6	0.59	2.31	74.5	70	41.3
»	13—16	0.98	2.47	60.4	45	44.1
»	27—30	1.70	2.68	36.6	23	39.1
»	41—44	1.73	2.73	36.7	28	48.4
»	55—58	1.65	2.71	39.2	36	59.4

Die chemische Bodenanalyse (Tab. 4) zeigt durchgehend niedrigere Werte als die Analyse von der Alchemillawiese. Auch ist der Boden etwas ärmer an Stickstoff und Kalisalzen als auf der Narduswiese, dagegen scheint der P_2O_5 -Gehalt auf der Antennariawiese etwas höher zu sein, ebenso der Kalk- und Magnesiumgehalt der oberflächlichsten Bodenschicht.

Als ein Faktor, der unseren Wurzeluntersuchungen nicht geringes Ungemach bereitete, sind von der Antennariawiese die Maikäferlarven (eine mitgebrachte Probe wurde von Prof. Dr. UUNIO SAALAS als *Melolontha hippocastanum* bestimmt) zu nennen, die die gröberen Nebenwurzeln einiger Pflanzenarten stark angegriffen hatten. Es war oft schwierig bei diesen Gewächsen ältere Wurzeln zu finden, die nicht durchgebissen waren. Es ist nicht ausgeschlossen, dass die Maikäferlarven sich auch auf der Narduswiese zu einigen Wurzelschädigungen (vgl. S. 58) schuldig machen. Auf der Alchemillawiese wurden keine sicheren Anzeichen solcher Schädigungen wahrgenommen.

2. Narduswiese (am nächsten den Frischwiesen zuzurechnen). Diese Wiesensiedlung, die ein Areal von etwa 1,000 qm deckt, wovon ungef. 250 qm für die Untersuchung in Anspruch genommen wurden, hat sich auf einer \pm ebenen Stelle in einer Entfernung von 20–40 m vom Ufer des Ladoga und 2.5–3 m oberhalb des mittleren Wasserstandes gebildet. Der Boden besteht aus einer 25 (20)–30 cm (in Abb. 2 b etwa 20 cm) dicken Schwemmsandschicht, die von einer Lehmschicht unterlagert ist. Dieser Lehm Boden kann schichtenweise sehr sandig sein und tiefer sogar in lehmigen Sand übergehen, gleich unter der Sandschicht bildet er aber regelmässig einen recht festen (\pm schweren) Untergrund. Der Sand ist von feinerer Beschaffenheit (Tab. 1) als auf der Antennariawiese und gehört schon in die Kategorie des Feinsandes. In den tieferen Schichten scheint er wenigstens stellenweise bedeutend mehr tonige Bestandteile zu enthalten als der Boden der Antennariawiese; zuweilen aber können die tieferen Schichten auch grobsandig sein.

An der Oberfläche liegt unter der dünnen Förmastreu eine 2–3 cm dicke Humusschicht von recht torfartiger Beschaffenheit, unter dieser wiederum eine 10–12 cm dicke, von Humusstoffen (7.7 %) sehr dunkelgrau gefärbte Sandschicht, die allmählich in einen \pm braunen, humusarmen (1.5 %) Sand übergeht. Die Lehm-

Tabelle 4. Chemische Bodenanalysen von den Spezialflächen.

	Antennaria- wiese		Narduswiese			Alchemillawiese		
	Bodentiefe cm		Bodentiefe cm			Bodentiefe cm		
	1—10	18—25	3—12	15—25	30—35	0.5—5	6—15	22—27
	Sand	Sand	Sand	Sand	Lehm	Mull	multr. Lehm	Lehm
Organische Stoffe %	6.03	0.79	7.72	1.47	4.23	20.55	9.50	1.19
Gesamt-N »	0.223	0.018	0.323	0.050	0.046	0.790	0.330	0.032
Leichtlöslicher N »	0.0059	0.0020	0.0107	0.0034	0.0020	0.0282	0.0098	0.0018
» K ₂ O »	0.0037	0.0006	0.0045	0.0019	0.0083	0.0211	0.0129	0.0090
» CaO »	0.115	0.032	0.066	0.047	0.279	0.221	0.130	0.162
» MgO »	0.024	0.003	0.009	0.004	0.098	0.071	0.035	0.049
» P ₂ O ₅ »	0.0074	0.0143	0.0047	0.0131	0.0103	0.0109	0.0162	0.0320
In starke Mineral-								
säuren lösl. K ₂ O »	0.102	0.196	0.054	0.053	0.682	0.234	0.254	0.505
ebenso P ₂ O ₅ »	0.064	0.049	0.049	0.058	0.036	0.160	0.117	0.057

schicht scheint wenigstens stellenweise in ihren oberen Teilen recht humusführend zu sein. In ihr bemerkt man verschiedenerlei enge, humusgefärbte Spalten und auch rostfarbige Streifen.

Infolge des grösseren Humusgehalts und Feinheit des Sandes ist der Boden auf der Narduswiese nicht trocken, sondern als ziemlich frisch (Tab. 2) zu bezeichnen; der Wassergehalt in der obersten Schicht beträgt sogar 50 %, in den unteren humusreichen Schichten noch 17 %; die noch tiefer, 30 cm tief, entnommene Probe, die einen Wassergehalt von nur 9 % aufweist, stammt aus einer groben Sandschicht, die auf dieser Stelle zwischen dem feinerem Sand und dem lehmigem Untergrund gelegen war. Die Lehmschicht macht oft einen ± trocknen Eindruck. Der Grundwasserspiegel liegt erst in einer Tiefe von 108 cm. — Die Durchlüftung ist ziemlich stark erschwert, so dass die CO₂-Konzentration recht hohe Werte erreicht.

Die B o d e n r e a k t i o n ist saurer als auf den anderen untersuchten Wiesen. Der pH-Wert beträgt nämlich an der Oberfläche nur 4.8–5.2 (4.8, 5.0, 5.2, 5.2; eine gemischte Förnaprobe 4.9), in einer Tiefe von 9–10 cm 4.9–5.3 (4.9, 5.0, 5.2, 5.3). Noch tiefer im Sande

scheint der pH-Wert (Tab. 5) etwas höher zu sein, im Lehm sogar weit über 6, so dass die Reaktion sich also nach unten hin verbessert.

Die chemische Bodenanalyse (Tab. 4) weist erheblich unvorteilhaftere Werte auf, als auf der Alchemillawiese. Der Boden dürfte als relativ mager bezeichnet werden können. Inbetriff des P_2O_5 -Gehalts scheint der Boden sogar beträchtlich ärmer zu sein als auf der Antennariawiese.

3. Alchemillawiese (gehört zu den typischen Frischwiesen). In der grossen etwa 4,000 qm umfassenden Siedlung wurden die Wurzeluntersuchungen auf einer etwa 500 qm grossen, sehr homogenen Fläche vorgenommen. Diese Stelle liegt 3–3.5 m oberhalb des mittleren Wasserstandes des Ladogasees und hat eine schwache Neigung nach SW. Der Boden besteht aus Lehm (Tab. 1). Dieser ist namentlich an der Oberfläche mehr oder weniger sandgemischt, tiefer unten stellenweise auch oberflächlicher in einen tonigen Lehm bzw. echten Ton übergehend (Tab. 1, unterste Zeile); in diesen Verhältnissen

Tabelle 5. Die Bodenreaktion (der pH-Wert) in verschiedenen Tiefen der Bodenprofile auf den Spezialflächen.

Bodentiefe	Antennaria- wiese	Narduswiese	Alchemilla- wiese
	18. VI. 36	18. VI. 36	17. VI. 30
0—2 cm	6.0	5.0	6.1
3—4 »	—	—	5.9
5—6 »	—	—	5.8
7—8 »	—	—	5.7
9—10 »	5.7	5.0	5.7
11—12 »	—	—	5.8
13—14 »	—	—	5.9
15—16 »	—	5.3	5.8
17—18 »	—	—	6.0
19—20 »	5.8	5.7	6.1 ²
21—22 »	—	—	6.2
30 »	5.8	6.2 ¹	6.5
45 »	5.8	6.4	6.8
60 »	5.9	6.8	7.1

¹ Die Probe stammt aus dem Lehm, dicht unterhalb der Sandschicht.

² Die Probe ist die erste dieser Serie vom lehmig-tonigen Untergrund.

herrscht hier eine grosse Buntheit, die jedoch keinen merkbaren Einfluss auf die Wurzelverhältnisse ausübt.

Die humusreiche Bodenschicht ist dick (Abb. 2 c). Unter der dünnen Förna- und Moossschicht liegt zunächst eine 2–3 cm dicke, besonders wegen der dichtverflochtenen Wurzelmassen gewissermassen torfartige Humusschicht (»Grastorf«), dann folgt eine grauschwarze Mullschicht, die allmählich humusärmer wird und mit schwach schwärzlicher Farbe bis 16–20 cm tief hinab reicht. In dieser Tiefe geht der mullhaltige, Regenwürmer (ein solcher wurde noch in 28 cm Tiefe beobachtet) führende Boden mit in den obersten Schichten deutlich krümeliger Struktur in den festen, oft nahezu harten Untergrund über, wo jedoch schmale, humusgefärbte Spalten eine häufige Erscheinung sind; zuweilen befinden sich diese Spalten sehr dicht beieinander. Profilschnitte durch den Lehm haben oft rostfarbige Schichten oder Flecken aufzuweisen.

Der Boden ist in den obersten Schichten als frisch (Tab. 2) bis leicht feucht zu bezeichnen. Der Wassergehalt beträgt in der obersten Mullschicht etwa 50 %, in den unteren humusreichen Schichten 25–35 %. Der lehmig-tonige Untergrund hat aber nur eine Feuchtigkeit von etwa 16–21 % und dürfte teilweise schwer durchlässig für das Wasser sein: Die Tiefe des Grundwasserspiegels wurde als 58–85 cm gefunden, weist aber sicherlich während der regnerischen Herbstzeit und auch im Frühjahr niedrigere Werte auf. — Die Durchlüftung ist recht erschwert, so dass der CO₂-Gehalt der Bodenluft höhere Werte als auf den anderen Wiesen erreicht (s. Tab. 8, S. 168).

Der pH-Wert variiert in der obersten Schicht bei 5.6–6.1 (5.6, 5.8, 5.8, 6.0, 6.1), in einer Tiefe von 9–10 cm bei 5.6–5.7 (5.6, 5.7, 5.6, 5.7, 5.7) und ist also günstiger als auf den anderen untersuchten Standorten; eine gemischte Förnaprobe gab jedoch einen pH-Wert von 5.4. Im Untergrunde steigt der pH-Wert allmählich an und erreicht in der Tiefe von etwa 50 cm den Neutralpunkt (Tab. 5).

Der Nährstoffgehalt (Tab. 4) ist höher als in den anderen Wiesenböden. Wie meistens auf den *Antennaria*- und *Nardus*-wiesen sind auch hier die obersten Teile des Wurzelbodens reicher an Nährsalzen als die tiefer liegenden, abgesehen jedoch vom Phosphorsäuregehalt und der Kali-Reserve, die nach der Tiefe zu höhere Werte aufweisen. Der geringe Gehalt an Phosphorsäure in den

obersten Schichten ist hier besonders bemerkenswert; andere Nährstoffe sind relativ reichlich vorhanden, jedenfalls würden sie in der finnischen Ackerbaupraxis als genügend betrachtet. Und dies alles ohne dass eine Düngung auf der Wiese je vorkommt.

B. DIE ÜBRIGEN UNTERSUCHUNGSSTELLEN IN VUORLAHTI.

Alchemillawiese II. Bodenart, pH-Wert und Höhe des Grundwasserspiegels sind dieselben wie auf der Alchemillawiese; die mullreiche Schicht ist jedoch ein wenig dünner (nur 13 cm), die Feuchtigkeit vielleicht auch etwas geringer.

Deschampsia flexuosa—*Alchemillawiese*. Der Boden besteht auch hier aus Lehm (ev. Ton), der pH-Wert ist etwa um 0.5 niedriger als auf der Alchemillawiese, ebenso ist offenbar auch die Feuchtigkeit geringer. Auch die humushaltige Schicht ist dünner; auf der Stelle, wo *Pimpinella saxifraga* untersucht wurde, ist der Humusgehalt so gering, dass die Farbe auch der obersten 10 cm dicken, krümelig lockeren Schicht grau ist; darunter liegt ein harter Lehm- bzw. Tonboden.

Hainwiese. Auf diesem beschatteten Standort besteht der Boden aus Lehm. Der pH-Wert beträgt an der Oberfläche 5.7, 9–10 cm tief 5.8. Das Grundwasser wurde noch nicht einmal in

	Boden- art	Dicke der humus- haltigen Schicht, cm	Grundwasser- tiefe, cm	pH-Wert in einer Tiefe von cm		
				0-2	9-10	30
1. <i>Deschampsia caespitosa</i> — <i>Carex Goodenowii</i> — <i>Filipendula</i> — <i>Climacium</i> -Siedlung	Feiner Sand	20	37	6.8	6.3	6.8
2. <i>Nardus</i> — <i>Carex Goodenowii</i> — <i>Viola palustris</i> — <i>Sphagnum</i> -Siedlung	Feiner Sand	17	45	6.1	5.9	—
3. <i>Agrostis canina</i> — <i>Carex Goodenowii</i> — <i>Comarum</i> — <i>Drepanocladus</i> -Siedlung	Sand, dann Lehm 15 cm tief	15	10	5.7	5.7	—

einer Tiefe von 130 cm angetroffen, was durch das Vorhandensein des Baumwuchses zu erklären ist.

Wiesensiedlungen, in welchen nur die allgemeine Wurzelmenge bestimmt wurde. Die Hauptzüge der edaphischen Verhältnisse dieser Siedlungen dürften aus der umstehenden Zusammenstellung (S. 15) erhellen.

Nach ihren Feuchtigkeitsverhältnissen können diese Siedlungen folgenderweise untergebracht werden: Nr. 1 gehört zu den mässig feuchten, Nr. 2 zu den feuchten, Nr. 3 zu den nassen Wiesen. Es sei bemerkt, dass auf der Nasswiese das Grundwasser schon während regnerischer Wochen zur Sommerzeit bis zur Oberfläche herankommt; zeitweise steht die Vegetation ganz unter Wasser.

C. DIE UNTERSUCHUNGSPLÄTZE IN HATTULA.

Trockenwiese in Hattula. Auf den zwei kleinen sonnigen Fleckchen, auf denen Wurzelausgrabungen vorgenommen wurden, ist die oberste 8–10 cm dicke Schicht des trocknen Sandbodens \pm stark humushaltig, darunter liegt der braune, ziemlich grobe Sand, der besonders tiefer kleine Steine führt. Der Boden ist indes kaum ganz so trocken wie auf der Antennariawiese. Der pH-Wert beträgt nahe bei der Oberfläche 5.8–6.0, in einer Tiefe von 9–10 cm 5.6–5.7.

Frischwiese in Hattula. Der frische Boden der zwei für unsere Untersuchungen herangezogenen Wiesenplätze (unweit von dem vorigen) hat eine 15–18 cm dicke humusreiche Schicht, von welcher jedoch nur 10 cm aus eigentlicher Humuserde bestehen. Unter der Humusschicht beginnt ein feiner Sandboden von rötlicher, tiefer unten bleicherer Farbe. Der pH-Wert liegt bei 5.4–5.7, in 9–10 cm Tiefe 5.1–5.6.

Deschampsia caespitosa–*Filipendula*-Wiese in Hattula. Die in Frage stehende Wiesenfläche liegt ganz nahe am Ufer und besteht aus einem schmalen Wiesenstreifen unterhalb eines Ackers. Hinsichtlich ihres Feuchtigkeitsgrades kann man die Wiese als »mehr oder weniger feucht« bezeichnen, obwohl das Grundwasser Mitte August etwa 75 cm tief lag. Die \pm reine Humusschicht ist 15 cm dick, darunter liegt eine 5–10 cm dicke humusgemischte Sandschicht, die von einem ziemlich groben Sand untergelagert ist.

III. DIE VEGETATION DER UNTERSUCHUNGS- PLÄTZE.

A. ANTENNARIA-, NARDUS- UND ALCHEMILLAWIESEN IN VUORLAHTI.

1. *Antennariawiese*. Diese Siedlung, die eine Fläche von etwa 500 qm bedeckt, vertritt eine *Festuca ovina*–*Antennaria dioeca*–*Thuidium abietinum*-Soziation. Hier finden wir auf dem trocknen Sandboden eine typisch xerophile Pflanzendecke mit gewisser Verwandtschaft zur Steppenvegetation. Die Gesamtdeckung der Gefässpflanzen macht nur 40–60 % aus, auf vereinzelt kleinen Flecken jedoch etwas mehr, ausnahmsweise auch weniger. Die Gesamtdeckung der Moos- und Flechtenschicht, die ziemlich gut ausgebildet ist, beträgt 20–50 %; die Bodenoberfläche liegt infolgedessen, besonders weil die Förmassschicht teilweise recht spärlich vertreten ist, zu einem gewissen Masse bloss dar. Einige Annuellen können hier demzufolge, wenn auch nur in äusserst spärlicher Zahl, Fuss fassen. Die dichtere Sprossmasse ist sehr niedrig, nur 3–7 cm hoch, aus diesem Niveau steigen aber ausser zahlreichen kürzeren Fertilsprossen auch längere Sprosse einiger bis 40–60 cm hohen Schaftpflanzen empor, gleichsam eine obere, zwar sehr undichte Schicht bildend. Der Blütenreichtum ist merklich gross und zwar verleihen der allgemeinen Farbenphysiognomie besonders *Viscaria vulgaris*, *Campanula rotundifolia*, *Knautia arvensis* und *Hypochoeris maculata* mit ihren Blüten und Blütenständen ein von den anderen Wiesensoziationen recht stark abweichendes Gepräge. Das Trockengewicht der Sprosse wurde im Sommer 1930, als die Heuernte auf der Vuorlahti-Wiese etwas schlechter als mittelmässig ausfiel, zu 118 g/qm gefunden (hier wie auch in den übrigen Siedlungen als Mittelwert dreier Quadrate zu je 1 qm berechnet; die Sprosse wurden mit sehr kurzer Stoppel, also vollständiger als sonst in der Praxis

des Heuschlags geschnitten). Die Keimlingszahl beträgt im Juli ungef. 200/qm. Die Anzahl, der Gefässpflanzenarten pro qm beträgt im Durchschnitt 24, die der Bodenkryptogamen 12; unter diesen begegnet man auch einigen Flechten. Qm-Konstanten (mit einem Konstanzwert von 90–100 %) und diesen sich nahe anschliessende Arten () hat die betr. Siedlung 19 (die dominierenden Arten sind durch ein Sternchen * kenntlich gemacht):

<i>Agrostis capillaris</i>	* <i>Achillea millefolium</i>
* <i>Deschampsia flexuosa</i>	<i>Hypochoeris maculata</i>
<i>Poa angustifolia</i>	* <i>Hieracium pilosella</i>
* <i>Festuca ovina</i>	
<i>Rumex acetosella</i>	(<i>Climacium dendroides</i>)
<i>Stellaria graminea</i>	* <i>Thuidium abietinum</i>
(<i>Viscaria vulgaris</i>)	(<i>Polytrichum juniperinum</i>)
<i>Pimpinella saxifraga</i>	<i>Peltigera canina</i>
* <i>Knautia arvensis</i>	<i>Cladonia furcata</i>
* <i>Antennaria dioeca</i>	(<i>Cetraria islandica</i>)

Von anderen Arten seien *Dianthus deltoides*, *Potentilla argentea*, *Rhinanthus major*, *Galium verum* und *Campanula rotundifolia* speziell erwähnt.

2. Narduswiese. Die Siedlung umfasst ein Areal von ungef. 1,000 qm und gehört zu einer *Nardus-Deschampsia flexuosa-Pleurozium Schreberi*-Soziation. Die Vegetation macht dank der physiognomisch stark dominierenden *Nardus*-Decke und der Reichlichkeit von *Pleurozium Schreberi* auf den ersten Blick einen recht mageren, \pm xerophilen Eindruck. Eine nähere Bekanntschaft mit der Pflanzendecke erweist aber, dass die Vegetation trotz xerophiler Züge dennoch eher als xero-mesophil zu betrachten ist. Die Feldschicht ist dicht, 70–85 prozentig deckend, die Mooschicht desgleichen sehr gut ausgebildet, dick und dicht, mit einer Gesamtdeckung von 70–90 %. Die Höhe der dichten Sprossmasse beträgt etwa 10 cm. Die Blumenpracht ist ziemlich anspruchslos, ausser im Juni, wenn *Trollius* blüht. Das Trockengewicht der Sprossmasse pro qm betrug im Juli 1930 188 g (davon 11 % *Vaccinium vitis idaea*-Sprosse). Die Keimlingszahl ist im Juli etwa 500 pro qm. Die Anzahl der Gefässpflanzenarten pro qm ist unerwartet gross, ganze 30; die Zahl der Bodenkryptogamen beläuft sich auf nur 4. Qm-Konstanten und diesen sich anschliessende Arten hat die Siedlung nur 15:

<i>Anthoxanthum odoratum</i>	<i>Viola canina</i>
* <i>Deschampsia flexuosa</i>	(* <i>Antennaria dioeca</i>)
<i>Festuca ovina</i>	<i>Achillea millefolium</i>
* <i>Nardus stricta</i>	
<i>Luzula multiflora</i>	* <i>Vaccinium vitis idaea</i>
* <i>Polygonum viviparum</i>	
(<i>Stellaria graminea</i>)	* <i>Pleurozium Schreberi</i>
(<i>Trollius europaeus</i>)	<i>Rhytidiadelphus squarrosus</i>
* <i>Potentilla erecta</i>	

Von den übrigen Arten dürften am nächsten *Rumex acetosa*, *Vicia cracca*, *Lathyrus pratensis*, *Rhinanthus major*, *R. minor*, *Knautia arvensis* und *Hieracium pilosella* erwähnenswert sein.

3. *Alchemilla wiese*. Die hier herrschende Vegetation möge *Agrostis capillaris* *Alchemilla pastoralis* *Rhytidiadelphus squarrosus*-Soziation genannt werden, mit der Bemerkung, dass hier eine in Ostfinnland sehr häufige *Trollius europaeus*-reiche Variante derselben vorliegt, so dass der betr. Wiesentyp im vorliegenden Falle vielleicht noch besser *Trollius*-Wiese genannt werden könnte. Die Siedlung hat eine Gesamtfläche von ungef. 4,000 qm und vertritt eine schön meso-hygrophile, äusserst homogene Vegetation von sehr artenreicher Zusammensetzung. Die Gesamtdeckung der Gras- und Krautschicht beträgt etwa 70–80 %, die der niedrigen meso- bis hygrophilen Moosschicht ungef. 50 %. Die wirklich dichte Sprossmasse ist auch hier niedrig, immerhin noch 10–12 cm hoch und also höher als in den vorigen Soziationen. Mehrere gelb oder weiss blühende Stauden geben der Pflanzendecke ein farbenfrohes Aussehen. Der Heuertrag ist grösser als auf den anderen Wiesen, 234 g/qm, und von wertvollere Qualität. Die Keimlingszahl im Juli wurde auf ungef. 5,000/qm gefunden. Die Anzahl der Gefässpflanzenarten pro qm ist sehr hoch, durchschnittlich 36, die der Bodenkryptogamen 6–9. Qm-Konstanten und diesen sich nahe anschliessende Arten gibt es reichlich, nicht weniger als 28 (Dominanten sind schwer anzugeben, die am reichlichsten auftretenden sind indes mit * bezeichnet):

<i>Anthoxanthum odoratum</i>	<i>Nardus stricta</i>
* <i>Agrostis capillaris</i>	<i>Carex pallescens</i>
<i>Deschampsia caespitosa</i>	(<i>C. Goodenowii</i>)
<i>Festuca rubra</i>	<i>Luzula multiflora</i>
<i>F. ovina</i>	* <i>Polygonum viviparum</i>

(<i>Rumex acetosa</i>)	<i>Prunella vulgaris</i>
* <i>Trollius europaeus</i>	<i>Galium uliginosum</i>
<i>Ranunculus auricomus</i>	<i>Chrysanthemum leucanthemum</i>
<i>R. acris</i>	
* <i>Potentilla erecta</i>	<i>Bryum</i> sp. (ster.)
<i>Geum rivale</i>	<i>Climacium dendroides</i>
* <i>Alchemilla pastoralis</i>	(<i>Aulacomnium palustre</i>)
<i>Trifolium repens</i>	<i>Thuidium recognitum</i>
<i>T. pratense</i>	* <i>Rhytidiadelphus squarrosus</i>
<i>Viola canina</i>	

Weitere häufige Arten sind noch u.a. *Carex vaginata*, *Alchemilla acutangula*, *A. glomerulans*, *Filipendula ulmaria*, *Lathyrus pratensis*, *Veronica chamaedrys*, *Rhinanthus minor*, *Achillea millefolium* und *Mnium rugicum*.

B. DIE ÜBRIGEN UNTERSUCHUNGSSTELLEN IN VUORLAHTI.

Alchemillawiese II. Die Vegetation ist identisch mit derjenigen der eben behandelten *Alchemillawiese* (I).

Deschampsia flexuosa-*Alchemillawiese*. Die Vegetation kann als eine *Deschampsia flexuosa*-reiche Fazies der *Agrostis capillaris*-*Alchemilla*-*Rhytidiadelphus squarrosus*-Soziation bezeichnet werden. Als neue Konstanten treten in dieser Fazies *Deschampsia flexuosa*, *Stellaria graminea*, *Lathyrus pratensis*, *Geranium silvaticum* und *Achillea millefolium* hinzu, von der Konstantenkategorie der Haupt-Soziation fallen ab: *Nardus*, *Carex pallescens*, *Geum* und *Prunella*. Wichtige Nicht-Konstanten sind u.a. *Trifolium medium*, *Pimpinella saxifraga* und *Vaccinium vitis idaea*.

Hainwiese. Auf dieser von Birken und Grauerlen beschatteten Wiese mit 30 cm hoher Blattschicht kommen nur wenige Qm-Konstanten vor; von diesen sind *Agrostis capillaris*, *Deschampsia flexuosa*, *Trollius*, *Geranium silvaticum* und *Veronica chamaedrys* die wichtigsten. Diese Siedlung gehört zur *Agrostis capillaris*-*Geranium*-Soziation, wo u.a. *Aegopodium podagraria* eine wichtige nichtkonstante Art ist.

Deschampsia caespitosa-*Carex Goodenowii*-*Filipendula*-*Climacium*-Wiese. Als Konstanten kommen vor: *Agrostis capillaris*, (*A. canina*), *Deschampsia caespitosa*,

Festuca rubra, *Carex Goodenowii*, *Juncus filiformis*, *Luzula multiflora*, *Equisetum arvense*, *Polygonum viviparum*, *Ranunculus auricomus*, *R. acris*, *Potentilla erecta*, *Geum rivale*, *Filipendula ulmaria*, *Lathyrus pratensis*, *Viola palustris*, *Galium uliginosum* und *Climacium dendroides*. Den Standort charakterisierende Arten sind ausserdem u.a. *Scirpus silvaticus*, *Caltha palustris*, *Polygala amarum* und *Mnium cinclidioides*.

Nardus-Carex Goodenowii-Viola palustris-Sphagnum-Wiese. Konstanten gibt es sehr zahlreich: *Agrostis capillaris*, *A. canina*, *Deschampsia caespitosa*, *Festuca rubra*, *F. ovina*, **Nardus*, **Carex Goodenowii*, *Juncus filiformis*, *Luzula multiflora*, *Equisetum arvense*, **Polygonum viviparum*, *Ranunculus auricomus*, *R. acris*, *Potentilla erecta*, *Geum rivale*, *Filipendula ulmaria*, *Lathyrus pratensis*, **Viola palustris*, *Galium uliginosum*, **Sphagnum Warnstorffii*, *Aulacomnium palustre* und *Climacium*. Nicht selten kommen z.B. *Comarum palustre* und *Cirsium palustre* vor.

Agrostis canina-Carex Goodenowii-Comarum-Drepanocladus-Wiese. Als Konstanten treten auf: **Agrostis canina*, *Calamagrostis neglecta*, **Eriophorum polystachyum*, **Carex canescens*, **C. Goodenowii*, *Equisetum arvense*, *Caltha palustris*, **Comarum palustre*, *Galium palustre* und **Drepanocladus exannulatus*.

C. DIE UNTERSUCHUNGSPLÄTZE IN HATTULA.

Trockenwiese in Hattula. Die Pflanzendecke ist mit der Vegetation der Antennariawiese in Vuorlahti verwandt, obwohl mehrere Konstanten derselben hier fehlen und die Pflanzendecke teilweise (wegen Betretung) viel undichter ist. Die wichtigsten Pflanzenarten sind *Agrostis capillaris*, *Rumex acetosella*, *Fragaria vesca*, *Achillea millefolium*, *Chrysanthemum* und *Hieracium pilosella*, in der Bodenschicht *Polytrichum juniperinum*, *Peltigera canina* und *Cladonia* sp.

Frischwiese in Hattula. Entspricht ziemlich gut der Alchemillawiese in Vuorlahti. Konstanten sind u.a. *Agrostis capillaris*, *Festuca rubra*, *Luzula multiflora*, *Polygonum viviparum*, *Ranunculus acris*, *Alchemilla pastoralis*, *Trifolium pratense*, *Prunella vulgaris* und *Chrysanthemum*, dazu aber noch z.B. *Carum carvi*,

Anthriscus silvester und *Taraxacum officinale*, welche auf ein geringes Alter der Wiese bzw. an die Nähe von Anpflanzungen hindeuten.

Deschampsia caespitosa – *Filipendula*-Wiese in Hattula. Die Vegetation vertritt aller Wahrscheinlichkeit nach diejenige Soziation, die aus Vuorlahti unter dem Namen *Deschampsia caespitosa* – *Carex Goodenowii* – *Filipendula* – *Climacium*-Soziation erwähnt (S. 20) worden ist. Die Konstanten sind im grossen und ganzen dieselben. Besonders reichlich treten *Deschampsia*, *Filipendula*, *Viola palustris* und *Cirsium heterophyllum* auf.

IV. METHODISCHES BEI DEN WURZEL- UNTERSUCHUNGEN.

A. DIE UNTERSUCHUNG DER EINZELNEN ARTEN.

Das Herausgraben der Wurzelsysteme wurde möglichst sorgfältig und geduldsam mit den Fingern und einem stumpfen Messer bzw. Pfriem ausgeführt. Jedes Individuum wurde einzeln behandelt. Am leichtesten war die Arbeit auf der Antennariawiese mit ihrem Sandboden. Hier boten anfänglich zwei vor kurzem aufgebrochene Sandgruben, aus welchen man Bodenmaterial für den neuerdings über die Vuorlahti-Wiese gezogenen Weg bezogen hatte, an ihren vertikal geschnittenen Rändern eine gute Gelegenheit zum genauen Verfolgen auch der tiefstgehenden Wurzeln dar; die oberste, gleichsam torfartig verflochtene humusreiche Schicht bereitete indes nicht selten erhebliche Schwierigkeiten beim Herauspräparieren der feinsten Wurzeln in möglichst unverletztem Zustand. Die meisten Arten wurden aber nicht aus vertikalen Bodenschnitten, sondern durch allmähliches Freilegen der Wurzelsysteme, von oben beginnend, untersucht. Dieses Verfahren erwies sich als einzig zweckentsprechend auf den Nardus- und Alchemillawiesen und wurde hier auch ausschliesslich benutzt. Zuerst wurden die hier häufigen, seicht streichenden, mehr oder weniger waagerechten oder nur flach schrägen Wurzeln einzeln oder zu zwei bis zur Spitze blossgelegt, was in dem von Wurzeln dichtverflochteten Grastorf gewöhnlich keine leichte, doch nach Erreichung einer gewissen Übung meistens zu sicheren Resultaten führende Arbeit war. Erst als die seicht liegenden Wurzeln fertig herauspräpariert waren, ging es an die tiefer verlaufenden. In dem schweren Lehm- oder Tonboden erwies sich das Verfolgen der dünnen Wurzeln zuletzt oft unmöglich, indem diese trotz grösster Geduld rissen. In diesen Fällen, die allerdings nur für

wenige Pflanzenarten von grösserem Belang sind, wurde in betreff ein paar Arten die maximale Tiefe der Wurzeln aus den für die quantitative Wurzelbestimmung (s. S. 25) genommenen oder (auf der Narduswiese) eigens dafür ausgegrabenen Proben festgestellt; dabei wurden die Wurzeln der verschiedenen Arten mikroskopisch unterschieden.

Anfangs wurde von jeder Pflanzenart eine beträchtliche Anzahl Wurzelsysteme von verschiedenen Standorten freigelegt. Bald stellte sich aber heraus, dass sich schon aus einigen wenigen Wurzelsystemen die Hauptzüge des Wurzelverlaufs sehr befriedigend ermitteln liessen und dass ein weiteres Ausgraben hauptsächlich nur neue maximale Längen- bzw. Tiefendaten an den Tag brachte, im Gesamtbilde aber in der Regel nichts änderte. Folglich begnügten wir uns später, wenn keine Veranlassung zu einem weiteren Graben vorzuliegen schien, im allgemeinen mit 2–3 Wurzelsystemen von jedem Standort. Soweit möglich wurden alle Wurzeln oder jedenfalls die Mehrzahl (Ausnahmen bildeten Fälle wie z.B. *Luzula multiflora* mit »unzähligen« haarfeinen Nebenwurzeln) der Wurzeln erster Ordnung und die gröberen Wurzeläste blossgelegt. Zur Ergänzung wurden nicht selten vereinzelte Wurzelsysteme weniger vollständig ausgegraben.

Indem nun das Blosslegen eines einzelnen Wurzelsystems allmählich fortschritt, wurden Seite an Seite damit Messungen und Aufzeichnungen über die Längen-, Verzweigungs-, Richtungs- und Tiefenverhältnisse (die Tiefe senkrecht von der festen Bodenoberfläche aus, dicht unterhalb der Moosschicht gemessen) der Wurzeln, ebenso Vermerke über Dicke, Farbe, eventuell Alter usw. der betr. Wurzeln angestellt. Selbstverständlich wurden bei den Längen-, Tiefen- u.a. Messungen nur die schon mehr oder weniger fertig ausgewachsenen Wurzeln berücksichtigt. Manchmal wurden skizzenartige Zeichnungen mit Angaben über Richtungswinkel u.dgl. der Wurzeln entworfen. Einige Primärwurzelsysteme wurden schon im Felde mit zahlreichen Details in natürlicher Grösse abgezeichnet. Auf der Wiese in Hattula wurden im Sommer 1935 auch einige Projektionskartierungen der Flachwurzelsysteme unternommen.

Zahlreiche ausgegrabene Wurzelsysteme wurden zu Herbar- oder zum kleinen Teil zu Spiritusmaterial verwahrt, um später für

ergänzende Beobachtungen, eventuell zum nachträglichen Einzeichnen der kleineren Details in die Abbildungen benutzt zu werden. Ein Teil der Herbarproben wurde später photographiert; leider waren mehrere spröde Wurzelspitzen bei der Aufbewahrung abgebrochen, so dass die Abbildungen oft nicht so heile Wurzelsysteme aufweisen wie unmittelbar nach dem Freilegen. Die Dicke der dünneren Wurzeln wurde aus dem eigens dafür gesammelten Spiritusmaterial mikroskopisch bestimmt und zwar durch Messung des Diameters dicht unterhalb der Wurzelbasis.

Im ganzen wurden etwa 500 Wurzelsysteme mehr oder weniger vollständig, ferner etwa 100 nur teilweise herauspräpariert. Die Anzahl der untersuchten Pflanzenarten beträgt 61. Von diesen wurden 36 Arten auf der Antennaria-, 38 auf der Nardus- und 53 auf der Alchemillawiese untersucht. Die Anzahl der auf allen Standorten bzw. auf den Antennaria- und Alchemillawiesen untersuchten Arten beträgt 28. Die untersuchten Arten vertreten eine grosse Mehrzahl der eigentlichen Wiesenpflanzen in den betr. Wiesenbeständen.

B. BESTIMMUNG DER WURZELMENGE IN VERSCHIEDENEN TIEFEN DES WIESENBOSENS.

In Siedlungen von 6 Soziationen wurden auf der Wiese in Vuorlahti in möglichst typischer Vegetation je 1 oder 2 Flächen von genau 20×20 qcm Grösse abgestochen und alle oberirdischen Pflanzenteile hier mit der Scheere sorgfältig entfernt. Der Boden dieser Quadrate wurde dann, indem das Bodenquadrat vorsichtig mit einem kleinen Graben umzogen wurde, in 5 cm dicken, in tieferen Lagen in 10 cm dicken Teilen herausgeschnitten. Die so erhaltenen Bodenproben wurden danach gesondert alle nacheinander in einem dichten Sieb mit Wasser so behandelt, dass alle Pflanzenteile sorgfältig reingespült zurückblieben. Nur unbedeutende Mengen der allerfeinsten Wurzelzweige schlüpften dabei durch. Besonders die Proben aus den oberflächlichsten Schichten waren dann noch im Bedarf einer sorgfältigen Befreiung von verschiedenen fremden Bestandteilen: eventuell anhaftenden mineralischen Partikeln, kleinen Kohlenstückchen, abgestorbenen Wurzeln und Rhizomstücken usw., ebenso von in gewissen Proben angetroffenen Baum- und Strauchwurzeln. Das alles wurde mit den Fingern aus dem trocknen Material

so sorgfältig wie möglich entfernt und das gereinigte Material nachher lufttrocken im Laboratorium gewogen. Die erhaltenen Gewichte sind indessen nicht völlig korrekt. Einerseits war es trotz aller Bemühungen nicht möglich, die abgestorbenen Wurzeln und Rhizomteile von den übrigen genau zu unterscheiden; sie sind deshalb zum Teil in den Gewichtsangaben enthalten. Andererseits wurde ein Teil der allerfeinsten Wurzeläste zusammen mit den Verunreinigungen weggeworfen, ebenso ein Teil der vertikalen Rhizomteile, Niederblätter usw. Die Gewichtsangaben dürfte man jedoch im grossen und ganzen als recht zuverlässig betrachten können. Leider erwies es sich nicht möglich, die Wurzeln und Rhizome mit genügender Genauigkeit auseinanderzuhalten, so dass wir also keine Angaben über das wirkliche Gewicht der Wurzeln vorlegen können.

Zwecks eines Vergleiches des Gewichtsverhältnisses zwischen den ober- und unterirdischen Pflanzenteilen auf bestimmten Bodenflächen wäre eine Gewichtsbestimmung der oberirdischen Sprosse auf den betr. Quadraten wünschenswert gewesen. Infolge eines Versehens wurde jedoch die Sprossmasse aller Quadrate leider nicht beiseitegelegt. Einen teilweisen Ersatz hierfür liefern die im Sommer 1930 von je 3 Quadraten zu 1 qm geernteten Heuproben, die denselben Siedlungen entstammen, wo die Wurzelproben später genommen wurden. Allerdings wurden die Sprosse im Sommer 1930 nicht ganz an der Erdoberfläche abgeschnitten, so dass die kurzen Stoppeln aus den Berechnungen wegfallen.

V. BESCHREIBUNG DER WURZELSYSTEME UND BEWURZELUNGSVERHÄLTNISSE BEI DEN UNTERSUCHTEN PFLANZENARTEN.

Im folgenden wird für jede untersuchte Pflanzenart zuerst ihre Frequenz und Reichlichkeit auf den Spezialuntersuchungsflächen, d.h. den Antennaria-, Nardus- und Alchemillawiesen, und zwar nach den bekannten Skalas $fqq - rr$ bzw. $cpp - pcc$ angegeben. Diese Angaben, wie auch die sich auf die Sprossgrösse und Fertilität beziehenden haben vor allem den Zweck, einen Einblick in das Gedeihen und die Konkurrenzkraft der betr. Pflanzenarten auf denjenigen Standorten zu geben, wo ihre Wurzelsysteme untersucht wurden und nun hier unten zur Beschreibung gelangen. Für einen eventuellen Vergleich mit den Wurzelverhältnissen derselben Pflanzenarten in anderen Gegenden und auf anderen Standorten dürften diese Aufschlüsse von speziellem Nutzen sein.

Die Beschreibungen der Wurzelsysteme und die Angaben über den Wurzeltiefgang sowie die Breite des Wurzelsystems werden für jeden Standort gesondert dargelegt. Wenn nichts anderes mitgeteilt, sind die Wurzelsysteme von fertilen, in der Regel mittelgrossen Individuen bzw. Sprosssystemen von genügender Grösse möglichst vollständig herausgegraben (vgl. S. 24). Ausnahmsweise stellen die Untersuchungen nur orientierende Schnellausgrabungen dar. Die sterilen herauspräparierten Individuen waren mehr oder minder ausgewachsen und hatten in der Regel schon früher geblüht; ihr Wurzelwerk war kaum von demjenigen der fertilen Pflanzen verschieden.

In den Beschreibungen der Wurzelsysteme werden als *Flachwurzeln* (bzw. *Seichtwurzeln*) diejenigen Wurzeln I Ordnung bezeichnet, die waagrecht oder nur \pm schwach schräg im Boden verlaufen, als *Tiefwurzeln* diejenigen, die früher oder später

eine \pm vertikale Richtung einnehmen um sich in verhältnismässig bedeutende Tiefen zu suchen. *Senkwurzeln* nennen wir die Tiefwurzeln bei solchen Pflanzenarten, die einen mehr oder weniger ausgeprägten Dimorphismus des Wurzelsystems mit verhältnismässig dünnen Flachwurzeln und dicken, langen, tiefgehenden und in typischer Ausbildung ziemlich spärlich verzweigten Tiefwurzeln aufweisen. Ganz absichtlich vermeiden wir Benennungen, die etwas über die spezielle Funktion der betr. Wurzelorgane aussagen, und zwar deshalb, weil so wenig exaktes über diese Verhältnisse bekannt ist.

Als Wurzeln I Ordnung werden die Hauptwurzeln (Primärwurzeln) ebenso wie die aus Stamnteilen hervorstwachsenden Nebenwurzeln bezeichnet; die Verzweigungen (Seitenwurzeln) dieser beiden Wurzelkategorien werden dann in absteigender Verästelungsfolge als Wurzeln II, III usw. Ordnung aufgefasst. Schwierigkeiten bereiteten Fälle, wo an verletzten Wurzelteilen Verzweigungen niedrigeren Ranges korrelativ solche höherer Ordnung ersetzt hatten. Solche Fälle sind in den Längen- und Verästelungsangaben der betr. niedrigeren Wurzelordnungen unberücksichtigt geblieben.

Als *Spitzentiefe* der Wurzeln wird die vertikale Tiefe der äussersten Spitzen der Wurzeln I Ordnung bezeichnet. Wenn jedoch das Wurzelsystem sowohl aus einer Primärwurzel als aus Nebenwurzeln zugleich besteht, wird die Spitzentiefe nach dem Tiefgang der Hauptwurzel angegeben, wenn diese in Bedeutung überwiegt, nach den Nebenwurzeln wieder, wenn diese eine grössere Tiefe erreichen. Wenn vereinzelte Seitenwurzeln tiefer dringen als die Primärwurzelspitze, was bei einigen Hauptwurzeln vorkommen kann, sind diese Fälle besonders angegeben. Mit der *Breite des Wurzelsystems* (Horizontalausbreitung) wird der horizontale Abstand zwischen den am weitesten seitwärts dringenden Wurzelspitzen gemeint, jedoch so, dass ganz vereinzelte extreme Maximallängen nicht berücksichtigt und die betr. Zahlenwerte mehr oder weniger abgerundet angegeben werden. Selbstverständlich kann die Breite des Wurzelsystems nicht von solchen Pflanzenarten mitgeteilt werden, die nicht als selbständige Individuen wachsen oder sich nicht in entsprechende mehr oder weniger begrenzte Sprosssysteme einteilen lassen.

Die Dicke der Wurzeln wird stets als Durchmesser der basalsten

Teile angegeben. Für alle dünneren Wurzeln ist der Durchmesser mikroskopisch mittels des Mikrometerokulars gemessen worden und zwar aus Spiritusmaterial von je 2–3 typischen Wurzelsystemen.

Literaturangaben, die unseren Beobachtungen als Vergleich dienen können, werden unter der Rubrik »Vergleichendes» angeführt. Angaben über Individuen in Kultur sind dabei in der Regel ausser acht gelassen.

Anthoxanthum odoratum L.

Vorkommen und Sprossgrösse. Antennariawiese: st fq, pec; Narduswiese: fqq, st pc; Alchemillawiese: fqq, sp – st cp. Halmlänge 30–50 cm, auf der Antennariawiese nur 20–35 cm, in trocknen Sommern bei vereinzelt, kümmernden Indiv. sogar nur 15 cm. Bildet nur kleine Horste, oft nur mit 1–2 fertilen Trieben. Ausdauernd.

Antennariawiese. (4 Indiv., nur teilweise herauspräpariert.) Die Wurzeln, deren Anzahl 20–30 oder mehr beträgt, sind mindestens bis zur Hälfte ausgeprägte Flachwurzeln mit einer Länge von 8–23 cm und einer Spitzentiefe von nur 0.5–1.5 cm. Die übrigen Wurzeln richten sich schräg nach unten, unter einem Winkel von höchstens 60°, oder laufen erst \pm horizontal, um später eine sehr schräge, ausnahmsweise fast vertikale Richtung einzunehmen. Bei diesen tiefer dringenden Wurzeln wurde als Länge 6–19 cm und als Spitzentiefe 1–13 cm gefunden. Die Breite des Wurzelsystems beträgt etwa 35 cm. Wurzeln II Ordn. sind reichlich vorhanden, ihre Länge 0.5–2.5 cm. Wurzeln III Ordn. sind nur spärlich vertreten, am spärlichsten bei den Tiefwurzeln. Die Dicke der Nebenwurzeln beträgt 0.2–0.3 mm; die tiefer gehenden sind gewöhnlich etwas dicker als die horizontalen. Die Wurzeln II Ordn. sind 0.06–0.14 mm dick. Die Farbe der Wurzeln ist fast weiss.

Narduswiese. (5 Indiv.) Das Wurzelsystem ist sehr flach ausgebreitet; die meisten der 8–24 cm langen, recht zahlreichen Wurzeln sind beinahe horizontal gerichtet und erreichen eine Spitzentiefe von nur 0–2 cm. Nur einige wenige Wurzeln richten sich deutlich schräg nach unten bis zu einer Tiefe von 6–8.5 cm. Senkrechte Wurzeln sind nicht vorhanden. Die Breite des Wurzelsystems beläuft sich bis auf ca. 40 cm. Wurzeln II Ordn. sind reichlich vorhanden und haben eine Länge von 0.5–3 cm. Auch Wurzeln III Ordn.

findet man zahlreich. Der Durchmesser der Nebenwurzeln beträgt 0.18–0.25 (0.30) mm. Die Wurzelfarbe ist beinahe weiss.

Alchemillawiese. (2 Individ.) Die Wurzellänge der untersuchten Pflanzen betrug 8–21 cm, die Spitzentiefe gewöhnlich 0–2 cm, maximal 5.5 cm. Horizontalausdehnung, Verzweigung, Dicke und Farbe wie auf der Narduswiese.

Vergleichendes. Das Wurzelsystem ist sowohl auf frischem als auf trockenem Wiesenboden seichtgehend, jedoch so, dass nicht wenige Wurzeln auf der trocknen Antennariawiese etwas tiefer dringen als auf den Wiesen mit frischerem Boden. Auf der Alchemillawiese scheint die Wurzeltiefe am geringsten zu sein; vielleicht ist hier das Wurzelsystem in seiner Gesamtheit schwächer als auf den anderen Standorten.

FREIDENFELT (1902, S. 157) rechnet das Wurzelsystem von *Anthoxanthum odoratum* zum »adventiven Saugwurzeltypus der Xerophyten«. Es scheint als bildeten die oben beschriebenen Wurzelsysteme einen Übergang zum FREIDENFELTSchen »Wurzeltypus der Wiesengräser« oder wären gar lieber diesem zuzuzählen.

Nach KÄSTNER (1920, S. 109) hat *Anthoxanthum odoratum* ein sehr oberflächliches Wurzelsystem, indem auf der von ihm untersuchten Wiese »seine zarten Faserwurzeln die obersten 3.5–4 cm des Bodens vollständig verfilzen«.

Agrostis capillaris L.

Vorkommen und Sprossgrösse. Antennariawiese: fqq, st pc–sp; Narduswiese: fq, pc; Alchemillawiese: fqq, st cp (– cp). Stengel-länge 30–60 cm, auf der Antennariawiese 20–40 cm. Die Triebe sind auf der Antennariawiese zu lockeren Horsten mit oft ziemlich zahlreichen fertilen Sprossen angehäuft; auf den anderen Standorten ist die Horstbildung bedeutend schwächer und die Anzahl der Halme geringer.

Antennariawiese. (12 Individ.) (Abb. 3 a.) Von den älteren Rhizomen und basalen Teilen der Stengel gehen Wurzeln I Ordn. zumeist in recht grosser Zahl (15–35) aus und erreichen eine Länge von 25–91 cm und eine Spitzentiefe von 20–71 cm, gewöhnlich etwa 50 cm. Ein Teil dieser Wurzeln ist direkt nach unten gerichtet; mehrere verlaufen jedoch zuerst unter einem stumpfen Winkel seitwärts, nehmen aber dann in einer lateralen Entfernung von 5–10 cm eine \pm senkrechte Richtung ein. Die Breite des Wurzel-

systems beträgt höchstens 30 cm. Mit Ausnahme ihres apikalen 5–10 cm langen Teiles, der nur spärlich verästelt ist, tragen die Wurzeln I Ordn. zahlreiche 2–9 cm lange Verzweigungen. Auch Wurzeln III Ordn. sind ziemlich zahlreich, solche der IV Ordn. aber nur spärlich vorhanden. — Die Dicke der Wurzeln I Ordn.



Abb. 3. Wurzelsysteme von *Agrostis capillaris*. a. Antennariawiese, b. Alchemillawiese. $\frac{1}{6}$ nat. Gr.

beträgt 0.4–0.5 mm, die der II Ordn. 0.07–0.14 mm. Die Wurzelfarbe ist schmutzig weiss.

Narduswiese. (3 Indiv.) Die Anzahl der Wurzeln ist geringer als auf dem vorigen Standorte. Die Wurzeln sind 9–28 cm lang mit einer Spitzentiefe von 2–9 cm. Einige verlaufen beinahe waagerecht, die anderen wiederum in einer flach schrägen Richtung; senkrecht abwärts wachsende Wurzeln wurden nicht beobachtet. Die horizontale Ausbreitung des Wurzelsystems betrug bei den untersuchten Pflanzen sogar 45–50 cm. Wurzeln II Ordn., mit einer Länge von 1–3 cm, sind recht zahlreich, solche der III und IV Ordn. nur spärlich vertreten. Die Wurzelfarbe ist grauweisslich.

Alchemillawiese. (3 Indiv., dazu noch 3 orientierungsweise untersuchte Indiv.) (Abb. 3 b.) Die ziemlich zahlreichen (10–25) Wurzeln I Ordn. sind 6–20 (23) cm lang, ihre Spitzen erreichen eine Tiefe von 0.5–12 cm. Einige Wurzeln wachsen \pm waagerecht, einige senkrecht, die meisten unter verschiedenen Winkeln schräg nach unten. Als Horizontalausdehnung wurde 25–35 cm festgestellt. Wurzelverzweigungen II Ordn. sind zahlreich vorhanden, erreichen aber eine Länge von nur 1–2 cm. Wurzeln III Ordn. findet man ziemlich spärlich, solche der IV Ordn. fehlen ganz. Die Farbe der Wurzeln ist grauweisslich.

Vergleichendes. Auf dem trocknen Antennariaboden ist die Pflanze ein typischer Tiefwurzler, auf frischerem Wiesenboden ein Flachwurzler, dessen Wurzelsystem auf der Alchemillawiese sogar merklich schwach ausgebildet ist.

Auf kalkreichem Grasboden in England ist nach TANSLEY u. ADAMSON (1925, S. 207) die Tiefe der Bewurzelung 4 cm. Die von METSÄVAINIO (1931, S. 65) auf einem Weissmoor untersuchten Wurzeln waren 8–12 cm lang mit einer Tiefe von 5–10 (15) cm. Die Weissmoorwurzeln von *Agrostis capillaris* schliessen sich also am nächsten an die Wurzeln auf unserer Alchemillawiese an.

Deschampsia caespitosa PB.

Vorkommen und Sprossgrösse. Narduswiese: st fq, pc; Alchemillawiese: fqq, sp–st cp. Halmlänge 50–100 cm. Nur verhältnismässig kleine Horste mit wenigen (oft nur 1) fertilen Sprossen.

Narduswiese. (2 Indiv.) Obwohl die Horste nur klein sind und eine geringe Stengelzahl aufweisen, ist das Wurzelsystem recht

kräftig entwickelt und wird von 15–25 strahlenförmig ausgehenden Wurzeln I Ordn. gebildet. Die ganz flach ausgebreiteten Wurzeln sind 15–27 cm lang, die schief nach unten gehenden 25–45 cm, mit einer Spitzentiefe von 10–30 cm. Die \pm senkrecht abwärts gerichteten Wurzeln, die man vielleicht als Senkwurzeln bezeichnen kann, erreichen nach Feststellung mittels ein paar aus der Tiefe eigens dafür entnommenen und im Wasser durchgeseihten Proben eine Tiefe von sogar 60–70 cm. Die Breite des Wurzelsystems kann man auf 55–60 cm schätzen. Die Verzweigung ist bei allen Wurzeln verhältnismässig spärlich, bei den Tief- bzw. Senkwurzeln etwas spärlicher als bei den übrigen. Die Wurzeln II Ordn. sind 1–5 cm lang; Wurzeln III Ordn. findet man sehr wenig. Die Senkwurzeln sind bedeutend dicker als die Flachwurzeln; diese messen zuweilen nur 0.4 mm, jene bis 1.0 mm im Durchmesser. Die Wurzeln II Ordn. sind 0.1–0.2 mm dick. Die Wurzelfarbe ist graugelblich.

Alchemilla wiese. (3 Indiv.). Obige Beschreibung gilt auch hier, nur mit der Bemerkung, dass die Länge der \pm waagerechten Wurzeln nur zu 7–20 cm gefunden wurde und dass die horizontale Ausbreitung wahrscheinlich etwas geringer ist als auf der Narduswiese, der Tiefgang der Senkwurzeln aber nicht selten sogar 70–80 cm beträgt (so in den beiden in der Tab. 7, S. 154, erwähnten Fällen).

Vergleichendes. Wie schon bemerkt, sind die Wurzelverhältnisse auf den Nardus- und Alchemillawiesen einander sehr ähnlich.

Nach METSÄVAINIO (1931, S. 71) ist die Wurzeltiefe auf den Braunmooren beträchtlich geringer als auf unseren Wiesen; sie beträgt höchstens 15 cm, obwohl die Länge der Wurzeln bis zu 52 cm steigen kann.

Deschampsia flexuosa Trin.

Vorkommen und Sprossgrösse. Antennariawiese: fqq, st cp; Narduswiese: fqq, sp – st cp; Alchemillawiese: r, pcc, häufiger auf der Alchemillawiese II, wo die Art untersucht wurde. Halmlänge auf der Antennariawiese 30–55, auf der Narduswiese 40–70 cm. Auf der Antennariawiese bildet die Pflanze ziemlich grosse, doch nur lockere Horste; auf den Nardus- und Alchemillawiesen sind die Rhizome \pm langgliedrig und die Bütenbildung bleibt aus (vgl. RAUNKJÆR 1895–99, S. 588, und KUJALA 1926, S. 62); auch die Halmzahl sinkt stark herab.

Antennariawiese. (19 Indiv., von diesen 9 steril.) Das Wurzelsystem ist kräftig entwickelt und besteht aus recht zahlreichen 45–90 cm langen Wurzeln. Einige von ihnen verlaufen zuerst ziemlich flach, so dass sie 15–25 cm lateral von dem Horste entfernt nur etwa 10–15 cm tief liegen, suchen sich aber dann ziemlich plötzlich \pm abwärts in die Tiefe. Andere wiederum stehen von Anfang an sehr schräg nach unten ab, und schliesslich gibt es solche, die ganz vertikal in den Boden eindringen. Die meisten Wurzeln erreichen eine Tiefe von 50–65 cm; 76 cm wurde als maximale Tiefe gefunden. Die Breite des Wurzelsystems beträgt etwa 30 cm. Mit Ausnahme eines etwa 5 cm langen apikalen Teiles sind die Wurzeln mit zahlreichen Seitenwurzeln II Ordn. versehen, deren Länge 1–23 cm beträgt (vgl. Voss 1929, S. 178). Wurzeln III und IV Ordn. sind verhältnismässig wenig vorhanden. Die Nebenzurzelstärke beträgt 0.5–0.7 mm, die der grössten Seitenwurzeln 0.10–0.15 mm. Die Wurzelfarbe ist schmutzig weiss.

Narduswiese. (7 Indiv., von diesen 4 steril.) Die Wurzelzahl ist merkbar niedriger als auf der Antennariawiese. Einige Wurzeln liegen \pm waagrecht und werden nur 11–14 cm lang, die meisten aber sind flach schräg nach unten gerichtet und bis 36 cm lang; vertikale Wurzeln vermisst man gänzlich. Die Spitzentiefe ist 0–24 cm, die Horizontalausdehnung des Wurzelsystems ungef. 50 cm. Alle Wurzeln sind ziemlich reichlich mit 1–6 cm langen Seitenwurzeln II Ordn. versehen; Wurzeln III und IV Ordn. sind in ziemlich geringer Zahl zu finden. Wurzelstärke wie auf der Antennariawiese. Farbe schmutzig weiss.

Alchemillawiese II. (2 fertile, 1 steriles Indiv.) Die Wurzelverhältnisse wurden fast wie auf der Narduswiese gefunden; die Wurzellänge betrug 10–33 cm, die Spitzentiefe 1–17 cm; als Wurzelstärke wurde nur 0.35–0.55 mm gemessen.

Vergleichendes. Auf der Antennariawiese ist die Pflanze ein ausgeprägter Tiefwurzler, auf den anderen untersuchten Standorten ist das Wurzelsystem viel flacher, teilweise sogar ganz flach ausgebreitet.

Die von Voss (1929, S. 176 ff.) im trocknen Kiefernwalde ausgegrabenen Wurzeln dürften im grossen und ganzen denselben Wurzeltyp vertreten wie diejenigen der Antennariawiese. Dagegen vertreten die von METSÄVAINIO (1931, S. 70) auf Moorstandorten un-

tersuchten Wurzelsysteme dieselbe Form wie die Wurzelsysteme unserer Nardus- und Alchemillawiesen.

Poa angustifolia L.

Vorkommen und Sprossgrösse. Antennariawiese: fqq, sp — step; fehlt auf den anderen Wiesen. Halmlänge 35–60 cm.

Antennariawiese. (4 Indiv.) Das Ausläuferrhizom ist ziemlich weit und flach kriechend. Die meisten Wurzeln sitzen an Stellen, wo oberirdische Sprosse ausgehen. Sie sind sehr zahlreich, 55–70 cm lang und erreichen eine Tiefe von 50–60 cm. Einige Wurzeln sind erst flach schräg, bald aber senkrecht nach unten gerichtet, andere dagegen dringen sofort vertikal in den Boden ein. Die Breite des Wurzelsystems beträgt nur etwa 30 cm. Wurzeln II Ordn. sind sehr zahlreich insbesondere in den tieferen Teilen der Langwurzeln vorhanden; ihre Länge beträgt 0.5–10 cm. Die Wurzeln III Ordn. sind gewöhnlich 1–3 cm lang. Auch Wurzeln IV Ordn. findet man, obwohl nur spärlich. Die Dicke der Wurzeln I Ordn. ist 0.25–0.30 mm, die der II Ordn. 0.08–0.12 mm. Die Farbe der Wurzeln I Ordn. ist braungrau, die der Seitenwurzeln merkbar bleicher.

Festuca rubra L.

Vorkommen und Sprossgrösse. Antennariawiese: st fq, sp; Narduswiese: st r, pc — pcc; Alchemillawiese: fqq, st pc — sp. Halmlänge 45–75 cm, auf der Antennariawiese nur 20–60 cm. Nicht horstbildend.

Antennariawiese. (4 Indiv.) Die ausläuferartigen Rhizome liegen 0.5 cm tief im Boden. Aus ihnen und aus den basalen Stengelknoten entspringen ziemlich spärliche Wurzeln, die eine Länge von 60–70 cm, selten bis 81 cm und eine Spitzentiefe von 55–65 cm erreichen. Die grosse Mehrzahl der Wurzeln ist senkrecht nach unten gerichtet, einige laufen zunächst auf einer Strecke von 5–15 cm schräg nach unten und nehmen dann eine vertikale Richtung ein. Die Horizontalausbreitung ist sehr gering, nur etwa 25 cm. Ein Dimorphismus, der von FREIDENFELT (1904, S. 19), allerdings in schwacher Form, auf Sandboden beobachtet wurde, lässt sich nicht beim unsrigen Biotyp nachweisen. Wurzeln II Ordn. sind sehr zahlreich vorhanden; ihre Länge beträgt meistens

2.5–10 cm, maximal sogar 20 cm. Wurzeln III Ordn. von 0.5–3 cm Länge findet man ziemlich reichlich, Wurzeln IV Ordn. dagegen nur sehr wenig. Der Durchmesser der Wurzeln I Ordn. beträgt 0.21–0.29 mm, derjenige der II Ordn. 0.07–0.13 mm. Die Wurzelfarbe ist dunkel graubraun.

Narduswiese. (4 Indiv.) Die Ausläufer sind sogar bis 14 cm lang und liegen etwa 1 cm tief im Boden. Einige Wurzeln liegen völlig horizontal; sie sind 15–26 cm lang, mit einer Spitzentiefe von nur 0–2 cm. Andere wiederum von 8–36 cm Länge sind schräg, einige auch vertikal nach unten gerichtet und erreichen gewöhnlich eine Tiefe von 7–9 cm, ausnahmsweise bis 21 cm. Die Breite des Wurzelsystems beläuft sich auf 50–60 cm. Wurzeln II Ordn., mit einer Länge von 0.5–2 cm, sind ziemlich zahlreich, Wurzeln III Ordn. nur spärlich vertreten. Die Dicke der Wurzeln I Ordn. ist vielleicht etwas grösser als auf der *Antennariawiese*; sie wurde zu 0.22–0.36 mm gemessen.

Alchemillawiese. (6 Indiv.) Die Wurzeln I Ordn. sind 15(9)–26 cm lang. Die meisten Wurzeln wachsen sehr oberflächlich, dicht unter der Moosschicht kriechend; die übrigen haben eine flach schräge Richtung mit einer Spitzentiefe von 7–10 cm. Vertikale Wurzeln wurden nicht vermerkt. Die Horizontalausbreitung beträgt 50 cm. Die Verzweigung der Wurzeln ist die gleiche wie auf der *Narduswiese*, so auch die Wurzeldicke.

Vergleichendes. Auf dem trocknen *Antennariastandort* sind sämtliche Wurzeln tiefgehend, auf den *Nardus-* und *Alchemillawiesen* liegen sie dagegen seicht, teilweise sogar sehr oberflächlich. Die Verzweigung ist auf der *Antennariawiese* erheblich reichlicher als auf den anderen Wiesenstandorten.

Schon FREIDENFELT (1902, S. 157 ff.) ist die verschiedene Ausbildung des Wurzelsystems von *Festuca rubra* an verschiedenen Standorten aufgefallen. Die Wurzeln auf trockenem Sandboden zählt er zu seinem »adventiven Saugwurzeltypus der Xerophyten«, der durch dünne, reichlich und wiederholt verzweigte Nebenwurzeln gekennzeichnet ist, die Wiesenwurzeln dagegen zum »Wurzeltypus der Wiesengräser«, der sich durch etwas gröbere Wurzeln I Ordn. und etwas weniger starke Entwicklung der Seitenwurzeln vom ersteren unterscheidet. Die Merkmale des ersten Typus passen

einigermassen auf die Wurzeln unserer Antennariawiese ein, die des zweiten auf diejenigen der Nardus- und Alchemillawiesen.

Festuca ovina L.

Vorkommen und Sprossgrösse. Die Pflanze bildet in allen drei Wiesensoziationen ein wichtiges Bestandeselement und tritt am reichlichsten auf der Antennariawiese auf. Hier bildet sie auch typische Horste mit zahlreichen fertilen Halmen. Auf anderen Standorten mit dichter Grasnarbe sind die Sprosssysteme sehr locker, oft kaum horstbildend und haben nur einen bis einige wenige fertile Sprosse. Die Halmlänge beträgt 25–50 cm, auf der Antennariawiese 20–40 cm.

Antennariawiese. (19 Indiv.) Die Pflanze hat ein stark entwickeltes Wurzelsystem, das eine grosse Ähnlichkeit mit der Abbildung FREIDENFELTS (1902, Taf. XVII: 2) zeigt. Die sehr zahlreichen, feinen Wurzeln sind 60–90 cm lang und erreichen in der Regel eine Tiefe von mindestens 55 cm, doch höchstens 90 cm. Sie wachsen \pm vertikal oder zuerst schräg, bald aber senkrecht nach unten. Die Breite des Wurzelwerkes beträgt höchstens 40 cm. Die Nebenwurzeln tragen sehr reichlich 4–12 cm lange Seitenwurzeln II Ordn. Wurzeln III Ordn., gewöhnlich nicht einmal 1 cm lang, sind ziemlich zahlreich vorhanden. Zwei unsichere Fälle eines Vorkommens winziger Wurzeln IV Ordn. wurden vermerkt. Der Durchmesser beträgt bei den Wurzeln I Ordn. 0.18–0.24 mm, bei denjenigen II Ordn. 0.07–0.12 mm. Die Wurzelfarbe ist dunkelbraun (dieser Umstand ermöglicht eine schnelle Unterscheidung steriler *Festuca ovina*- und *Deschampsia flexuosa*-Exemplare).

Narduswiese. (2 Indiv.) Die meisten Wurzeln verlaufen sehr oberflächlich, mehrere sogar in der Förmassschicht; die Spitzentiefe beträgt jedoch stets mindestens 1 cm (bis 3 cm). Diese typischen Flachwurzeln sind 9–29 cm lang. Einige Wurzeln wiederum dringen beträchtlich tiefer, 5–16 cm, in den Boden hinein; sie sind 9–10 cm lang. Als Breite des Wurzelsystems wurde 40–60 cm festgestellt. Wurzeln II Ordn., mit einer Länge von 0.5–3.5 cm, sind \pm reichlich vorhanden, nicht wenig auch Wurzeln III Ordn.; ein paar Wurzeläste IV Ordn. wurden vermerkt. Dicke und Farbe wie auf der Antennariawiese.

Alchemillawiese. (10 Indiv., davon 4 steril.) Die Wurzelzahl ist niedrig, gewöhnlich nicht 10 bei je einem Sprosssystem.

Länge der Wurzeln 13–19 cm. Einige wachsen ganz waagrecht in der Förmassschicht, andere dringen etwas tiefer, doch gehen ihre Spitzen höchstens 5 cm tief. Die Breite des Wurzelsystems beträgt etwa 30–35 cm. Sämtliche Wurzeln tragen ziemlich reichlich Verzweigungen II Ordn., die eine Länge von 1–3 cm erreichen. Wurzeln III Ordn. sind nur spärlich vorhanden. Über Dicke und Farbe wurde ähnliches wie auf der Antennariawiese vermerkt.

Vergleichendes. Auch *Festuca ovina* ist auf der Antennariawiese ein ausgeprägter Tiefwurzler, auf der Nardus- und ganz besonders auf der Alchemillawiese dagegen mit flachem Wurzelsystem versehen. Der Unterschied in der Bewurzelungstiefe auf den Nardus- und Alchemillawiesen ist sehr markant. Die Verzweigung der Wurzeln ist auf der Antennariawiese bedeutend kräftiger entwickelt als auf den Frischwiesen.

Auf kalkreichem Grasboden in England wurde von TANSLEY u. ADAMSON (1925, S. 207) als Tiefe der Bewurzelung 5 cm festgestellt. Bei WEAVER (1919, S. 33) finden wir die Angabe, dass der Hauptteil des Wurzelsystems von *Festuca ovina ingrata* auf einem Prärienstandort den Boden von der Oberfläche bis 45 cm tief okkupiert hatte, nur verhältnismässig wenige Wurzeln drangen tiefer; die längste von diesen war beinahe 1 m lang. Auf den von VOLK (1930, S. 143) untersuchten Dünenböden betrug die Wurzeltiefe von *Festuca ovina* 20–35 cm, das seitliche Streichen der Wurzeln 20 cm.

Die Wurzeln der trocknen Antennariawiese gehören zum adventiven Saugwurzeltyp der Xerophyten (FREIDENFELT 1902, S. 157); diejenigen der Alchemilla- (und wahrscheinlich Nardus-) Wiese dürften am besten zu seinem Wurzeltyp der Wiesengräser gerechnet werden können.

Nardus stricta L.

Vorkommen und Sprossgrösse. Antennariawiese: r, pcc; Narduswiese: fqq, cpp; Alchemillawiese: fqq, sp – st cp. Die Stengellänge erreicht gegen Ende Juli 20–35 cm (die Stängel verlängern sich später noch mehr), auf der Antennariawiese 15–25 cm. Die Horste sind auf der Alchemillawiese bedeutend kleiner als auf den anderen Standorten.

Antennariawiese. (3 Indiv., nur ein Teil der sehr zahlreichen Wurzeln näher untersucht.) Das Wurzelsystem ist deutlich dimorph, mit Flach- und Senkwurzeln. Die Flachwurzeln

sind verhältnismässig spärlich vorhanden und schwächlich ausgebildet. Sie sind nur 3–17 cm lang, ihre Spitzentiefe beträgt 1–3 cm. Wurzeln II Ordn. wurden reichlich beobachtet, Wurzeln III Ordn. dagegen bedeutend weniger, Wurzeln IV Ordn. nur sehr wenig oder meistens gar nicht; die Länge der Wurzeln II Ordn. betrug 0.5–2 cm. Als Dicke der Flachwurzeln ergab sich 0.35–0.60, maximal 0.7 mm; der Durchmesser der Wurzeln II Ordn. war 0.13–0.20 mm. Die Farbe ist graugelblich. Die *Senkwurzeln*, die in sehr reicher Zahl zu finden sind, haben eine Spitzentiefe von 14–92 cm und eine Länge von 24 bis gegen 100 cm. Einige dieser Wurzeln laufen sofort vertikal, die meisten aber zunächst eine Strecke weit (15–20 cm) flach schräg, dann ziemlich plötzlich \pm senkrecht nach unten und endigen in einer lateralen Entfernung von 10–25 cm, wodurch die Horizontalausbreitung beim Senkwurzelsystem etwa 50 cm erreicht und also grösser ist als bei den Flachwurzeln. Die Verzweigung der Senkwurzeln ist in den basalen Teilen ziemlich schwach, nach den Spitzen zu recht reichlich, mit 2–10 (12) cm langen Zweigen II Ordn. und kürzeren solchen III und IV Ordn.; auch einige Wurzeln V Ordn. wurden beobachtet. Der Basaldurchmesser der grössten Senkwurzeln beträgt 0.9–1.2 mm, der dünneren mindestens 0.6; tiefer unten sind die Senkwurzeln (ebenso ihre Seitenwurzeln II und III Ordn.) infolge Mykorrhizabildung oft stark angeschwollen, so dass ihre Dicke sich bis auf 1.45 mm belaufen kann. Die Wurzeln II Ordn. sind 0.21–0.33 mm dick. Die Farbe der Senkwurzeln ist meistens etwas dunkler grau als die der Flachwurzeln.

Bei zahlreichen Wurzeln, sowohl Flach- als Senkwurzeln findet man die Spitzen vertrocknet; oft haben in solchen Fällen die 1–3 nächststehenden Seitenwurzeln sich konvergent stark verlängert. Wahrscheinlich trägt auf der Antennariawiese die Trockenheit eine grosse Schuld an der starken Sterblichkeit der Wurzelspitzen ebenso wie auch an der Kürze der Flachwurzeln.

Narduswiese. (7 Indiv.). Die aus dem sympodialen Wurzelstock ausgehenden zahlreichen Wurzeln stellen zu einem bedeutenden Teil typische *Flachwurzeln* von 8–28 cm Länge und einer Spitzentiefe von nur 1–2 cm dar. Sie sind sehr reich verzweigt, mit 1–6 cm, zuweilen sogar 10 cm langen Wurzeln II Ordn. Auch Wurzeln III und IV Ordn. sind ziemlich zahlreich vorhanden. Die Dicke der Flachwurzeln beträgt 0.4–0.6 mm, die der Wurzeln

II Ordn. 0.13–0.23 mm. Die Farbe ist braungrau gelblich. Die übrigen Wurzeln sind *Senkwurzeln* (Triebwurzeln), die bis zu einer Tiefe von 20–70 cm eindringen. Die meisten richten sich \pm abwärts, einige verlaufen jedoch auch flach schräg. Die grösste durch genaues Verfolgen festgestellte Spitzentiefe war (im schweren Lehm) 43 cm, doch durch Sieben (S. 25) wurde eine höchste Tiefe von 60–70 cm gefunden. Bei den Senkwurzeln ist die Verzweigung recht spärlich (tiefer als etwa 40 cm wurde die Verästelung nicht mehr untersucht, so dass ihre Reichlichkeit weiter unten unbekannt ist), mit Ausnahme der schräg verlaufenden Senkwurzeln, die in ihrem basalen Teil auf einer Strecke von 15–20 cm ziemlich reichlich Seitenwurzeln tragen können. Die Länge der Wurzeln II Ordn. ist dieselbe wie bei den Flachwurzeln und auch die weitere Verzweigung ist ähnlich. Die Senkwurzeln sind beträchtlich dicker als die Flachwurzeln, ihre Stärke beträgt nämlich 0.7–1.1 mm. Die Wurzeln II Ordn. sind 0.2–0.3 mm dick. Die Farbe ist etwas dunkler als bei den Flachwurzeln. — Die Breite des Wurzelsystems beträgt auf dem untersuchten Standort 55–60 cm, und zwar ist sie bei den Flach- und den Senkwurzeln ungefähr gleich.

Alchemilla wiese. (5 Indiv.) Die Flachwurzeln sind gewöhnlich 7–20, höchstens 34 cm lang und dringen mit ihren Spitzen nur 1–3 cm tief. In bezug auf die Senkwurzeln gilt ähnliches wie eben angeführt (die grösste Tiefe jedoch 70–80 cm, so in den beiden Wurzelprobegruben, aus welchen die Angaben der Tab. 7, S. 154, stammen), ebenso was die Verzweigungs-, Dicken- und Farbenverhältnisse beider Wurzelarten anbelangt.

Vergleichendes. Die Unterschiede im Wurzelsystem sind auf den verschiedenen Standorten verhältnismässig gering. Es sei nur hervorgehoben, dass die Flachwurzeln auf der trocknen Antennariawiese schwächer, die Senkwurzeln dagegen etwas kräftiger ausgebildet sind als auf den Wiesen mit frischem Boden.

Der Dimorphismus der *Nardus*-Wurzeln ist schon von früher her gut bekannt, ebenso die grosse Tiefe der Senkwurzeln (s. z. B. FREIDENFELT 1902, S. 151; VOSS 1929, S. 198). Auf einem Braunmoor (mit hochliegendem Grundwasser) fand aber METSÄVAINIO (1931, S. 65 u. 358) diese Wurzeln nur höchstens 25 cm tief.

Carex Goodenowii Gay

Vorkommen und Sprossgrösse. Narduswiese: st r, pcc; Alchemillawiese: fq, pc — st pc. Meistens steril. Länge der fertilen Stengel 15–35 cm.

Narduswiese. (2 Indiv.) Am Grunde der Luftsprosse wächst ein Büschel Wurzeln hervor. Diese sind, wie schon METSÄ-VAINIO (1931, S. 160 ff.) angibt, ausgesprochen dimorph. Die grosse Mehrzahl besteht aus Flachwurzeln von 8–33 cm Länge und 1–10 cm Spitzentiefe. Die Horizontalausbreitung beträgt 60 cm. Wenigstens die älteren Flachwurzeln sind stark verzweigt, mit 1–4 cm langen Verzweigungen II Ordn.; auch Wurzeln III Ordn. findet man recht zahlreich, dagegen gibt es Wurzeln IV Ordn. nur wenig. Die Dicke der Flachwurzeln beträgt 0.5–1.0 mm, ihrer Seitenwurzeln 0.14–0.25 mm. Die Farbe ist dunkel graubraun, bei den jungen Wurzeln hellgrau, an der Spitze beinahe weiss. Die \pm abwärts wachsenden Senkwurzeln sind in einer Anzahl von nur 1–3 vorhanden. Sie sind 67–78 cm lang und dringen bis 54–61 cm tief in den Boden ein. Ihre Verzweigung ist sehr spärlich mit Ausnahme eines etwa 20 cm langen basalen Teiles, der mit ziemlich zahlreichen, 1–4 cm langen, teilweise abermals verzweigten Wurzeln II Ordn. versehen ist. Diese Senkwurzeln sind recht dick, 1.0–1.3 mm, ihre Seitenwurzeln (II Ordn.) 0.20–0.35 mm im Durchmesser. Die Farbe ist die gleiche wie bei den Flachwurzeln. — Auch an den Wanderrhizomen findet man in den jüngsten Teilen, die im Begriff sind Luftsprosse zu erzeugen, einige zwar junge Wurzeln, die sich in bezug auf ihre Richtung in Flach- und Senkwurzeln einteilen lassen; sämtliche sind erst nur noch spärlich oder gar nicht verzweigt; als ihre Länge wurde 3–23 cm, als Spitzentiefe 1–14 cm vermerkt.

Alchemillawiese. (5 Indiv.) (Abb. 4.) Die Wurzelverhältnisse sind den oben beschriebenen sehr ähnlich. Als Länge der Flachwurzeln wurde 7–41 cm vermerkt, als Spitzentiefe 1–9 cm; die Gesamtbreite des Flachwurzelsystems erreichte 60–70 cm. Die einzige Senkwurzel, die von der Basis bis zur Spitze genau verfolgt wurde, war 80 cm lang mit einer Spitzentiefe von 61 cm.

Sowohl auf der Nardus- als der Alchemillawiese wurden einige abgebrochene Flach- und Senkwurzeln angetroffen, bei denen die Funktion der Spitze korrelativ durch die nächststehenden, verlängerten Seitenwurzeln II Ordn. übernommen worden war (s. Abb. 4).



Abb. 4. Wurzelsystem von *Carex Goodenowii* von der Alchemillawiese. Die reichliche apikale Verzweigung der Senkwurzel gilt als Ausnahmefall und rührt davon her, dass die Wurzel I Ordn. abgebrochen ist. $\frac{1}{8}$ nat. Gr.

Vergleichendes. Es scheint als wären die Wurzelverhältnisse auf den Nardus- und Alchemillawiesen einander gleich.

Auch auf den Mooren ist die Senkwurzeltiefe der betr. Seggenart nach METSÄVAINIO (1931, S. 361 u. 370) recht gross, 20–60 cm; die Wurzeln wachsen hier oft tief unterhalb des Grundwasserspiegels hinab.

Carex pallescens L.

Vorkommen und Sprossgrösse. Antennariawiese: r, pcc; Narduswiese: str, stpc; Alchemillawiese: fqq, sp (-step). Stengellänge 25–60 cm, auf der Antennariawiese, wo die Individuen ein schwächliches Aussehen haben, nur 15–20 cm; auch auf der Narduswiese gedeihen die Pflanzen weniger gut und sind oft steril.

Antennariawiese. (3 Individ., jedoch nicht alle Wurzeln ausgegraben.) Das Wurzelsystem wird von Flach- und Tief-(Senk-)wurzeln gebildet, die sich aber nicht immer deutlich auseinander-

halten lassen. Die *Flachwurzeln* sind z.T. nur 2–5 cm lang (Spitze abgebrochen!), teilweise jedoch 9–29 (37) cm, mit einer Spitzentiefe von 1–6 (9) cm (eine 37 cm lange Wurzel verlief zuerst \pm waagerecht, senkte sich dann etwas tiefer; die Spitze suchte sich aber wieder nach oben und lag in einer Tiefe von 3 cm). Die *Tief- bzw. Senkwurzeln*, die selten senkrecht, meistens nicht einmal steil schräg nach unten gerichtet sind, haben eine Länge von 23–30 cm und eine Spitzentiefe von 13–20 cm. Auch bei den Tiefwurzeln sind die Spitzen nicht selten abgestorben. Die Breite des Wurzelsystems war nach den untersuchten Wurzeln zu urteilen bei den Flachwurzeln 55(–65) cm, bei den Tiefwurzeln 45 cm. Die Verzweigungsverhältnisse dürften bei den beiden Wurzelarten recht gleich sein: Wurzeln II Ordn. sind recht reichlich, 0.5–4 cm lang, III Ordn. ebenso zahlreich vertreten; Wurzeln IV Ordn. kommen nur recht spärlich vor. Die Flachwurzeln sind teils dünn (0.40–0.55 mm), teils dicker (bis 0.75 mm), sämtliche Tiefwurzeln \pm dick (0.66–0.85 mm). Die Wurzeln II Ordn. sind sehr dünn, nur 0.07–0.14 mm. Die Farbe ist bleich braungrau.

Nardus wiese. (1 Indiv.) Als Länge der Flachwurzeln wurde 15–40 cm, als ihre Spitzentiefe 1–9 cm festgestellt. Die Senkwurzeln, welche an ihren basalen Teilen deutlich dicker sind als die Flachwurzeln, sind 23–38 cm lang und gehen 15–33 cm tief; sämtliche verliefen anfangs schräg (etwa 60°), um erst später eine vertikale Richtung einzunehmen. Die Breite des Flachwurzelsystems beträgt 65–70 cm. Wurzeln II Ordn. sind im allgemeinen reichlich vorhanden und haben eine Länge von 0.5–2 (4) cm. Verzweigungen III Ordn. treten auch reichlich auf, Äste IV Ordn. dagegen nur spärlich. Als Dicke der Flachwurzeln wurde 0.4–0.65 mm gefunden, als grösster Durchmesser der Senkwurzeln 1.0 mm.

Alchemilla wiese. (7 Indiv., von diesen 4 fertil.) Das Wurzelsystem ist dimorph, in recht zahlreiche Flach- und Senkwurzeln differenziert, beide ungefähr in gleicher Zahl vertreten. Die *Flachwurzeln* sind 19–36 cm lang und erreichen eine Tiefe von nur 2–8 cm; als Horizontalausbreitung ergibt sich somit etwa 60–65 cm. Die *Senkwurzeln* sind 27–36 cm lang und erreichen eine Spitzentiefe von 17–21 cm; die längsten Wurzeln konnten jedoch nicht ganz bis zu Ende verfolgt werden, so dass die Höchstwerte in Wirklichkeit etwas höher liegen. Die Breite ist beim Senkwurzel-

system etwas kleiner als bei den Flachwurzeln. Beide Wurzelsorten tragen reichlich (die Senkwurzeln nur etwas spärlicher) 0.5–6 cm lange Seitenwurzeln II Ordn.; Wurzeln III Ordn. sind ziemlich zahlreich, Wurzeln IV Ordn. recht spärlich vorhanden. Die jungen Flach- und Senkwurzeln, deren es immer mehrere gibt und die bedeutend kürzer sind als die älteren Wurzeln, sind unverästelt oder nur spärlich verzweigt. Als Dicke der Flachwurzeln wurde 0.35–0.60 (0.80) mm, als Dicke der Tiefwurzeln 0.80–0.95 mm gefunden. Die Wurzeln II Ordn. sind 0.08–0.15 mm dick. Die Farbe der älteren Wurzeln ist gelblich braungrau.

Vergleichendes. Es wurden nur verhältnismässig geringe sichere Unterschiede in den Wurzelverhältnissen auf den verschiedenen Wiesen beobachtet. Auf dem trocknen Antennariastandort sind insbesondere die Wurzelspitzen der Flachwurzeln, aber nicht selten auch die der Tiefwurzeln abgestorben, was eine etwas schwächere Ausbildung des Wurzelsystems auf der Antennariawiese als auf den Frischwiesen zu veranlassen scheint. Es ist zu bemerken, dass auf der Narduswiese ein beträchtlich grösserer Tiefgang der Wurzeln beobachtet wurde als auf der Alchemillawiese.

Auf der Trockenwiese in Hattula (1 Individ. vollständig, 2 unvollständig ausgegraben) wurde eine etwas grössere Spitzentiefe der Senkwurzeln als in Vuorlahti, und zwar 20(11)–31 cm festgestellt. Die Länge dieser Wurzeln war 19–32 cm (die längste brach leider an der Spitze ab). Die Länge der Flachwurzeln betrug nur 6–13 cm, ihre Spitzentiefe 0.5–6 cm.

Luzula multiflora Lej.

Vorkommen und Sprossgrösse. Antennariawiese: r, pcc; Nardus- und Alchemillawiesen: fqq, sp. Stengellänge 25–45 cm, auf der Antennariawiese jedoch nur 10–20 (25) cm. Stengel meist einzeln.

Antennariawiese. (3 Individ., doch lange nicht alle Wurzeln wurden untersucht.) Zwei Individuen von zwerghaftem Wuchs hatten einen reichen Büschel von 4–10 cm langen, 2–7 cm tief dringenden Wurzeln ausgebildet; die Breite ihres Wurzelsystems betrug 16–17 cm. Mehrere abgestorbene Wurzelspitzen wurden wahrgenommen. Der dichte Wurzelbüschel eines 20 cm messenden Individuums bestand aus 6–16 cm langen Wurzeln mit einer Spitzen-

tiefe von 0.5–5 cm und einer Breite des Wurzelwerkes von 30 cm. Die senkrechten Wurzeln waren kurz. Wurzeln II Ordn., 0.5–2 cm lang, kommen meist reichlich vor, Wurzeln III Ordn. reichlich bis ziemlich reichlich; auch einige Wurzeln IV Ordn. wurden vermerkt. Der Wurzeldurchmesser beträgt nur 0.12–0.18 mm. Die Farbe ist ziemlich dunkelbraun, etwas grau.

Narduswiese. (2 Indiv.) Die Länge der sehr zahlreichen Wurzeln beträgt 4–16 cm, ihre Spitzentiefe 0.5–7 (10) cm, die Breite der Bewurzelung 25–30 cm. Wurzeln II Ordn., 0.5–2 cm lang, sind in der Regel reichlich vorhanden, ebenso meistens auch Wurzeln III Ordn. Die Dicke der Wurzeln I Ordn. beläuft sich auf 0.15–0.20 mm, die der Wurzeln II Ordn. 0.04–0.07 mm.

Alchemillawiese. (2 Indiv., nur eines vollständiger ausgegraben.) Auch hier wird der Wurzelbüschel von sehr zahlreichen Wurzeln gebildet; ihre Länge beträgt 4–14 cm, die Spitzentiefe 0.5–9 cm, die Breite des Wurzelbüschels 25 cm. Wurzeln II Ordn. mit einer Länge von 0.5–2(2.5) cm, ebenso Wurzeln III Ordn. sind reichlich vorhanden. Der Durchmesser der Wurzeln I Ordn. war in unserem Spiritusmaterial nur 0.11–0.14 mm, derjenige der II Ordn. 0.03–0.05 mm. Die Farbe ist dunkelbraun.

Vergleichendes. Wenn wir die verkümmernenden Individuen der Trockenwiese ausser acht lassen, wurden im Wurzelsystem keine nennenswerten Unterschiede auf den verschiedenen Standorten gefunden.

Ähnliches gilt im grossen ganzen auch für die Verhältnisse in Hattula, wo auf der Trockenwiese (1 Indiv.) die Wurzellänge 8–10 cm und die Spitzentiefe 1–6 cm, auf der Frischwiese (1 Indiv.) die Wurzellänge 7–10 cm und die Spitzentiefe 1–8 cm betrug.

Auf Moorstandorten hat METSÄVAINIO (1931, S. 203) Wurzellängen von 4–6 bzw. 5–10 cm und Wurzeltiefen von zumeist 0–5 cm gemessen, also niedrigere Werte als wir auf unseren Wiesen gefunden haben.

Rumex acetosa L.

Vorkommen und Sprossgrösse. Narduswiese: st fq, pc; Alchemillawiese: fq, pc – st pc. Stengelhöhe auf der Narduswiese 25–70 (88) cm, auf der Alchemillawiese 30–70 (100) cm, bei den untersuchten Individuen 55–60 cm.

Nardus wiese. (2 Indiv.) Das Wurzelsystem des 2–2.5 cm langen, 5–6 mm dicken, bis 2 cm tief hinab reichenden Rhizoms besteht aus 10–15 gröberen und einigen zarteren Nebenwurzeln, welchen sich beim anderen Individuum auch einige, teilweise vermorschte Verzweigungen des sich noch erhaltenen dicken Basalstücks der Primärwurzel anschliessen. Die Wurzellänge beträgt 17–42 (57) cm, ihre Spitzentiefe nur 1–5 cm. Ausser diesen typischen Flachwurzeln wurde bei einem der zwei untersuchten Individuen eine 6.5 cm lange und 5 cm tief gehende vertikale Nebenwurzel festgestellt. Die Breite des Wurzelwerkes beträgt nicht weniger als 60–80 cm. Wurzeläste II Ordn., 0.5–3 cm lang, sind im allgemeinen ziemlich reichlich bis reichlich vorhanden, Äste III Ordn. ebenso. Der Durchmesser der Wurzelbasis beträgt 0.25–1.5 mm, die Wurzeln verschmälern sich aber relativ schnell; die der II Ordn. sind sehr dünn, nur 0.10–0.25 mm dick. Die Wurzelfarbe ist braungelb.

Alchemilla wiese. (2 Indiv.) (Abb. 5.) Die Nebenwurzeln des 2–3.5 cm langen, 4–10 mm dicken und bis 1–2 cm tief liegenden



Abb. 5. Herbariumproben zweier Wurzelsysteme von *Rumex acetosa*, von der Alchemillawiese. Die längsten Wurzeln des oberen Wurzelsystems sind beim Einlegen umgebogen worden; mehrere Wurzeln sind an ihrer Spitze abgebrochen. $\frac{1}{4}$ nat. Gr.

Rhizoms (bei dem einen Rhizom bemerkt man noch einen vermorschten Rest der verdickten Primärwurzelbasis) sind 12–25 an der Zahl und haben eine Länge von 17 (12) – 43 cm und eine Spitzentiefe von 1–6 (9) cm (manche von diesen Wurzeln verlaufen zum Teil 4–6 cm tief, um jedoch mit einer Spitzentiefe von nur 1–3 cm zu endigen); eines von den zwei blossgelegten Wurzelsystemen bestand ausser aus solchen Flachwurzeln auch aus drei 9–21 cm langen, \pm vertikal bis 10–15 cm tief gehenden Nebenwurzeln. Die horizontale Ausdehnung des Wurzelsystems beläuft sich auf 60–70 cm. Verzweigung und Farbe der Wurzeln wie auf dem vorigen Standort, die Dicke der Nebenwurzeln teilweise grösser, dicht an der Basis sogar 3 mm.

Vergleichendes. Wesentliche Unterschiede in den Wurzelverhältnissen auf den zwei Frischwiesen sind kaum vorhanden.

Rumex acetosella L.

Vorkommen und Sprossgrösse. Nur auf der Antennariawiese, hier aber fqq und sp – st cp. Stengelhöhe 10–25 (30) cm.

Antennariawiese. (3 Indiv.) Bekanntlich (s. z. B. bei SYLVÉN 1906, s. 318, und KORSMO 1925, S. 520) besitzt die Pflanze eine senkrechte pfahlwurzelartige Hauptwurzel und ein von ausläuferartigen, knospenerzeugenden Seitenwurzeln (z.T. auch von Nebenwurzeln) gebildetes Horizontal- bzw. Wanderwurzelsystem. — 1. Die Hauptwurzel geriet nur einmal in unsere Hände. Sie ging senkrecht nach unten bis 17 cm tief, wo die Spitze abgebrochen¹ gefunden wurde; wahrscheinlich war die ursprüngliche Spitze nicht wenig tiefer gedrungen. Die betr. Hauptwurzel hatte sich unweit ihrer Basis in zwei kräftige Seitenwurzeln geteilt; die eine von ihnen ging schräg nach unten (sie brach leider beim Herausgraben in einer Tiefe von 7 cm ab und ging verloren), die andere verlief horizontal in einer Tiefe von 3 cm, erreichte eine Länge von 12 cm, war aber an der Spitze abgestorben. Die übrigen Seitenwurzeln der Hauptwurzel waren kürzer, mit einigen Verzweigungen III Ordn. Auf dem kurzen Rhizomteil sassen ein paar ganz kurze Neben-

¹ Diese häufige Erscheinung wirkte recht stark störend auf unsere Untersuchungen ein (vgl. S. 41).

wurzeln (solche werden schon von BELJERINCK 1886, S. 37, angegeben). — 2. Von dem Horizontal- bzw. Wanderwurzelsystem wurden zwei dicke, 15–20 cm lange Horizontalwurzeln mit ihren Verzweigungen untersucht. Die führende waagerechte Wurzel, die hier als Vertreter I Ordn. bezeichnet wird, liegt in einer Tiefe von 1.5–3 cm; die eine von den untersuchten Wurzeln bog jedoch schliesslich schräg nach unten ab, endete aber in 6 cm Tiefe mit abgestorbener Spitze. Die Verzweigungen der Horizontalwurzeln I Ordn. stellen teils ganz kurze, nach allen Richtungen hin (auch nach oben) ausstrahlende Wurzeläste dar, teils verlaufen sie in bestimmter Richtung, entweder waagerecht oder \pm abwärts und erreichen nicht selten eine beträchtliche Länge. Als Länge dieser längeren horizontalen Wurzeln II Ordn. wurde 12–34 cm, mit einer Spitzentiefe von 2–3 cm vermerkt (die längste, 34 cm messende Wurzel weicht in ihren mittleren Teilen seicht nach unten bis 6 cm tief ab, endet aber oben schliesslich doch nur 2 cm tief). Als Länge der tiefer gehenden Wurzeln wurde 6–17 cm, als ihre Spitzentiefe 5–14 cm gefunden; es ist nicht unwahrscheinlich, dass einige abgebrochene (abgefressene?) Wurzeln sogar noch tiefer als 14 cm gedrungen waren. Die ganz kurzen Seitenwurzeln tragen zumeist einige Verästelungen III Ordn., die längeren Seitenwurzeln ausser 0.5–3 cm langen Wurzeln III Ordn. auch Wurzeln IV Ordn., ausnahmsweise auch solche V Ordn. (Da die grossen Horizontalwurzeln oft als Verzweigungen der ursprünglichen Primärwurzel entstanden sind, ist hier eigentlich sogar die VI Ordn. vertreten.) Die Wurzelverästelung ist im allgemeinen spärlicher als bei den meisten anderen untersuchten Stauden. Es sei noch bemerkt, dass der 1.5–3 cm lange, bis 3 mm dicke Rhizomteil des von der dicken Horizontalwurzel herausprossenden Stammes ein paar 0.5–3 cm lange \pm horizontale Nebenwurzeln trägt. Der Durchmesser der kräftigen Horizontalwurzel beträgt 1–2 mm, die Dicke ihrer Verzweigungen bis 1 mm. Die Wurzelfarbe ist braun bis ziemlich dunkel braun.

Auf der Trockenwiese in Hattula wurde ein Wanderwurzelsystem von 1 m Länge in seiner Gesamtheit ausgegraben. Die lange Wurzelachse verlief in einer Tiefe von nur 0.5–2 cm und entsandte ausser zahlreichen kleinen, dünnen und kurzen auch einige gröbere, \pm abwärts verlaufende Seitenwurzeln, die bis 15 cm

lang waren und sogar bis 13 cm tief drangen (einige waren an der Spitze tot). Auf ein paar Rhizomen der Luftsprosse wurde man ganz kleine Nebenwurzeln gewahr. — Diese Wurzelverhältnisse erinnern also viel an die oben beschriebenen.

Von Dünen gibt VOLK (1930, S. 143) als Wurzeltiefe 10–60 cm, als mittlere Tiefe 50 cm an.

Polygonum viviparum L.

Vorkommen und Sprossgrösse. Nardus- und Alchemillawiesen: fqq, st cp – cp. Höhe der fertilen Sprosse 15 (10)–30 cm.

Narduswiese. Durch einige gelegentliche Beobachtungen wurde gefunden, dass die Wurzelverhältnisse jedenfalls nicht viel von denjenigen auf der Alchemillawiese abweichen. Die Länge betrug bei den untersuchten Wurzeln (3 Indiv.) 6–15 cm, die Spitzentiefe 0.5–10 cm.

Alchemillawiese. (4 vollständig untersuchte Indiv., dazu einzelne Wurzeln zahlreicher Individuen.) Aus dem mehr oder minder gekrümmten, hauptsächlich aufrechten, 1.5–4 cm langen und 0.5–1 cm dicken Rhizom dringen in den Boden gewöhnlich 20–30 sehr feine Nebenwurzeln von (8) 10–18 cm Länge und 1–15 cm Spitzentiefe ein. Einige höchstens 12 cm lange Wurzeln haben eine ganz waagerechte Lage, andere wiederum sind flacher oder steiler schräg nach unten gerichtet, einige gehen senkrecht nach unten. Die Breite des Wurzelsystems beträgt etwa 20 cm. Sämtliche Nebenwurzeln sind mit zahlreichen Verzweigungen II Ordn. versehen, die gewöhnlich eine Länge von 0.5–1 cm erreichen. Auch Seitenwurzeln III Ordn. sind reichlich vorhanden. Diese sehr kurzen Wurzeläste, so auch die Spitzenteile der Wurzeln II Ordn. sind infolge von Mykorrhizabildung (HESSELMAN 1901, S. 14) keulenförmig verdickt. Nach HESSELMAN (l.c.) ist das Wurzelsystem von *Polygonum viviparum* in Mittelschweden annuell; im September beginnen die Wurzeln in Verwesung überzugehen, bilden sich aber aufs neue im folgenden Frühjahr. Wahrscheinlich verhalten sich die Wurzeln so auch auf unserer Wiese. Der Durchmesser der von uns untersuchten Nebenwurzeln beträgt 0.2–0.4 mm, derjenige der II Ordn. 0.07–0.10 mm. Die Farbe der Wurzeln ist sehr dunkel braun.

Über die Ausbildung des Wurzelsystems und die Entwicklung des Rhizoms während des Jugendstadiums s. bei LINKOLA (1935, S. 36).

Stellaria graminea L.

Vorkommen und Sprossgrösse. Antennariawiese: fqq, st pc; Narduswiese: fq, pc — st pc; Alchemillawiese: p, pc. Länge der fertilen Sprosse 20–40 cm, auf der Antennariawiese jedoch 10–25 cm.

Antennariawiese. (2 Indiv.) Das ausläuferartige Rhizom kriecht bei dem einen Individuum in einer Tiefe von 0.5 cm, beim anderen in einer Tiefe von 1–2 cm fort. Von den meisten Knotenstellen der älteren Rhizomteile gehen eine bis einige Nebenwurzeln aus, deren Länge, Richtung und Tiefe recht verschieden sein können. Die grosse Mehrzahl der Wurzeln ist kurz, nur 0.5–3 cm lang und entweder waagrecht, schräg oder auch \pm vertikal gerichtet. Es sind auch einige etwas längere, 4–6 cm lange Wurzeln sämtlicher dieser Richtungsklassen vorhanden, die eine höchste Tiefe von 6 cm erreichen. Ausserdem wurden bei den untersuchten Rhizomsystemen beobachtet: eine 8 und eine 18 cm lange Flachwurzel mit einer Spitzentiefe von 1 bzw. 2 cm, desgleichen eine 10 cm lange, schräg nach unten bis in die Tiefe von 6 cm gehende Wurzel. Die Breite der Bewurzelung lässt sich wegen des knappen Materials nur schwer schätzen, besonders weil die längste Horizontalwurzel in der Richtung des Rhizoms ausgestreckt lag. Die Verzweigungsverhältnisse der Wurzeln sind natürlich stark von der Wurzellänge abhängig. Die kürzesten Wurzeln sind unverzweigt oder mit spärlichen oder reichlichen kurzen Verästelungen, also mit Wurzeln II Ordn. versehen. Die etwas längeren Wurzeln können auch Wurzeln III Ordn., ausnahmsweise auch IV Ordn. tragen; die Reichlichkeit der Verästelungen scheint recht stark zu variieren. Die 18 cm lange horizontale Wurzel hatte ausser zahlreichen kurzen auch einige 4–7.5 cm lange Verzweigungen II Ordn. (grösste Spitzentiefe 5 cm); besonders diese längeren waren reichlich verzweigt mit einigen Wurzeln sogar V Ordn. Die Dicke der Wurzeln I Ordn. beträgt meistens 0.25–0.35 mm, die der II Ordn. 0.10–0.15 mm. Die Farbe ist schmutzig weisslich.

Narduswiese. (3 Indiv.) (Abb. 6 a.) Das horizontale Rhizom ist 0.5–1 cm tief gelegen. Besonders die Wurzellänge scheint eben-



Abb. 6. a. Wurzelsystem von *Stellaria graminea* auf der Narduswiese. b, c. *Lychnis flos cuculi*. Herbariumproben zweier Wurzelsysteme von der Alchemillawiese: b waagerechte Hauptwurzel und kleine Nebenwurzeln, c Pfahlwurzelstumpf und Nebenwurzeln. $\frac{1}{3}$ nat. Gr.

so stark zu variieren wie auf der Antennariawiese. Waagerechte, 0.5-6 cm lange Wurzeln mit einer Spitzentiefe von 0.5-1.5 cm sind mehrere vorhanden, ausser diesen fanden sich noch einige 10-24 cm lange, deren Spitzen nur 1-2 cm tief lagen. Vertikale Wurzeln hatten die untersuchten Individuen nur wenige ganz kurze, schräg gerichtete ebenfalls nur einige, die eine Länge von 3.5-4 cm und eine Spitzentiefe von 2.5-3 cm erreichten. Nur eine \pm kräftige fast vertikale Wurzel wurde beobachtet, sie war indessen schon in einer Tiefe von 3 cm abgebrochen, dürfte aber in ihrer Gesamtheit eine erheblich grössere Tiefe erreicht haben. Die Breite des Wurzelsystems könnte auf etwa 30 cm geschätzt werden. Die Verzweigungsverhältnisse unterscheiden sich kaum merkbar von den oben (Antennariawiese) beschriebenen. Bei den längsten Wurzeln wurden Wurzeläste II Ordn. bis 9 cm Länge gemessen; Wurzeln IV Ordn. waren nicht selten, solche V Ordn. wurden indes nur einmal beobachtet. Wurzeldurchmesser und -Farbe wie auf der Antennariawiese (doch wurde auch eine 0.55 mm dicke Wurzel gemessen).

Alchemillawiese. (2 Indiv.) Das dünne Rhizom liegt etwa 0.5 cm tief. Die Wurzelverhältnisse dürften den von den anderen Wiesenstandorten beschriebenen sehr ähnlich sein. 1–4 cm lange, sich 0.5–1 (2) cm tief erstreckende Horizontalwurzeln sind ziemlich reichlich vorhanden und ausser diesen wurden drei Wurzeln von je 8, 14 und 17 cm Länge und einer Spitzentiefe von 1–2.5 cm gefunden. Die schräg verlaufenden Wurzeln sind schwach vertreten (nur eine 4 cm lange wurde gefunden), besser schon die \pm vertikalen, von 1–3 cm Länge; zu diesen kommt noch eine 8 cm lange Wurzel, die eine Tiefe von 7 cm erreichte. Zusammengefasst also: Wurzellänge 0.5–17 cm, Spitzentiefe 0.5–3.5 (7) cm. Die Verzweigung dürfte ein wenig schwächer sein als auf der Antennariawiese. Es sei erwähnt, dass eine Wurzel II Ordn. auf der 14 cm langen Flachwurzel eine Länge von 16 cm hatte, wodurch die maximale Länge dieser Wurzel auf 18 cm stieg. Wurzeln V Ordn. wurden nicht vermerkt. Wurzeldurchmesser und -Farbe wie auf der Antennariawiese.

Vergleichendes. Das Wurzelsystem weist auf allen drei Wiesenstandorten im grossen und ganzen sehr ähnliche Längen- und Tiefenverhältnisse auf, die Verzweigung dürfte aber auf der Alchemillawiese etwas schwächer sein als auf den anderen Wiesen.

Auch auf der *Trockenwiese in Hattula* (2 Indiv.) liegen die Wurzeln sehr oberflächlich; eine Ausnahme ist jedoch zu vermerken: bei einer 22 cm langen Wurzel war die Spitzentiefe 17 cm.

Nach SYLVÉN (1906, S. 297) ist die Hauptwurzel bei *Stellaria graminea* wahrscheinlich während des ersten Erstarkungsstadiums persistierend.

Cerastium caespitosum Gil.

Vorkommen und Sprossgrösse. Antennariawiese: p, pcc; Narduswiese: st fq, pcc; Alchemillawiese: fq, pcc. Stengelhöhe auf der Antennariawiese 12–18 cm, auf der Narduswiese 10–20 cm, auf der Alchemillawiese 15–25 cm. Perennierend, 1–2 (4)stengelig.

Antennariawiese. (2 Indiv.) Bei dem einen untersuchten Individuum verläuft die dünne, 6.5 cm lange *Primärwurzel* ganz vertikal und erreicht also eine Spitzentiefe von 6.5 cm; beim anderen Individuum geht die 8 cm lange Hauptwurzel schräg, nur

3 cm tief. Die Primärwurzel der erstgenannten Pflanze trägt in den basalen Teilen einige sogar 6–10 cm lange, aber nur 1–2 cm tief verlaufende Verzweigungen, die ihrerseits wiederum in recht zahlreiche Äste III und IV Ordn. verzweigt sind; weiter apikalwärts sind die in grosser Zahl auf der Primärwurzel auftretenden Äste II Ordn. kaum länger als 2 cm. *Nebenwurzeln* entbehrt die betr. Pflanze gänzlich. Die andere dagegen ist im Besitz von 3–4 Nebenwurzeln, von welchen die längsten zwar 10 cm lang sind, aber nur 1–2 cm tief gehen und 0.5–3 cm lange Verzweigungen II Ordn., diese wieder Äste III Ordn. tragen. Bei diesem Individuum sind die Hauptwurzeläste nur 0.5–2 cm lang; die Verästelung geht hier nicht weiter als bis zur III Ordn. Die Breite des Wurzelwerkes ist bei beiden Individuen 12 cm. Die Primärwurzelstärke beträgt 0.3–0.5 (0.8) mm, die Nebenwurzelstärke 0.1–0.4 mm. Die Wurzelfarbe ist auf allen Wiesen schmutzig weiss.

Narduswiese. (2 Indiv.) Bei beiden Individuen ist der apikale Teil der *Hauptwurzel* gänzlich abgefault (bei anderen der Kontrolle wegen geprüften Pflanzen war die Primärwurzel persistierend, 6–9 cm lang), und nur ein 1.5–3 cm langes Basalstück mit relativ kurzen Verzweigungen (bei dem einen Individuum eine 7 cm lang und 1 cm tief gehend) hatte sich noch erhalten. Bei der letzterwähnten Pflanze sind ihre fünf *Nebenwurzeln* 7–22 cm lang, gehen aber nicht tiefer als 1–1.5 cm; Verzweigungen II Ordn., 0.5–3 (6) cm lang, sind reichlich vorhanden, ebenso Wurzeln III Ordn. Beim zweiten Individuum finden wir ein paar bis 6 cm lange und zahlreiche kürzere Nebenwurzeln, alle ganz oberflächlich verlaufend; nur eine drang in eine Tiefe von 4 cm hinab. Die Breite des Wurzelsystems wurde auf 15 bzw. 23 cm geschätzt. Bei Individuen mit persistierender Primärwurzel war die Hauptwurzelstärke 0.25–0.6 mm, der Durchmesser der Nebenwurzeln 0.12–0.6 mm.

Alchemillawiese. (2 Indiv.). Die *Hauptwurzel* ist 6.5 bzw. 7.5 cm lang, erreicht aber nicht grössere Tiefen als 2 bzw. 2.5 cm; ihre Äste II Ordn. sind ziemlich zahlreich, höchstens 2 cm lang; Wurzeln III Ordn. sind recht wenig vertreten. Die 3–4 *Nebenwurzeln* der beiden untersuchten Individuen haben eine Länge von 3–9 bzw. 5–13 cm und eine Spitzentiefe von 0.5–2 bzw. 1 cm. Ihre Verzweigungen II Ordn. sind 0.5–1 (2) cm lang, nicht reichlich vorhanden; Wurzeln III Ordn. gibt es noch weniger, Wur-

zeln IV Ordn. nur bei einer Nebenwurzel. Die Breite des Wurzelsystems beträgt 12–15 cm. Als Durchmesser der Hauptwurzeln wurde 0.35–0.7 mm, als derjenige der Nebenwurzeln 0.15–0.7 mm gefunden.

Vergleichendes. Die geringe Anzahl der blossgelegten Wurzelsysteme erschwert die Beurteilung der eventuellen Unterschiede in der Wurzelbildung auf den verschiedenen Standorten. Man bekommt jedoch den Eindruck, als wäre die Wurzeltiefe auf der trocknen Antennariawiese etwas grösser und die Hauptwurzel im Vergleich zu den Nebenwurzeln ein wenig kräftiger entwickelt als auf den beiden Frischwiesen.

Viscaria vulgaris Roehl.

Vorkommen und Sprossgrösse. Nur auf der Antennariawiese, hier aber stfq–fq, sp. Stengelhöhe 20–50 cm.

Antennariawiese. (12 Indiv.) Die untersuchten Individuen vertreten zwei verschiedene Haupttypen des Wurzelsystems: 1. Haupt- und Nebenwurzelsystem (8 Indiv.), 2. Nebenwurzelsystem (4 Indiv.).

Beim erstgenannten Typ hat das kurze, aber mehrköpfige Rhizom eine deutliche grobe Pfahlwurzel, dazu aber noch zahlreiche verschieden stark ausgebildete Nebenwurzeln. Die kräftigsten, allem Anschein nach ältesten Rhizome haben eine 90–105 cm lange, aber infolge Krümmungen nur etwa 80 cm tief eindringende Pfahlwurzel, die an der Basis ungef. 3.5 mm dick ist. Ausser zahlreichen schwachen, nur 1–5 cm langen Nebenwurzeln trägt das Rhizom mehrere 10–20 cm lange, infolge der schrägen Richtung bei einer Spitzentiefe von nur 5–10 cm endigende Nebenwurzeln, dazu aber noch mehrere pfahlwurzelartige, senkrecht nach unten strebende Nebenwurzeln, deren Länge 35–80 cm und Dicke 0.4–1.5 mm, die Spitzentiefe aber infolge zahlreicher, kleiner Krümmungen nur 30–40 cm, ausnahmsweise 60 cm beträgt. Bei Individuen, die wahrscheinlich jünger sind, beträgt die Länge der Hauptwurzel 55–80 cm, ihre Spitzentiefe 50–70 cm, der Durchmesser am Grunde 1.5–3 mm; die Nebenwurzeln sind teils klein, nur 1–5 cm lang und nicht einmal 0.2 mm dick, teils kräftiger, bis 15 cm lang und bis zu einer Tiefe von 12 cm eindringend. Ein augenscheinlich noch jun-

ges, unverzweigtes, nur 3 mm langes Vertikalrhizom fand seine Fortsetzung in einer 50 cm langen senkrechten, kräftige Wurzelverzweigungen treibenden Pfahlwurzel und entbehrte der sprossbürtigen Wurzeln noch gänzlich.

Beim Nebenwurzeltyp besteht das Wurzelsystem, wie es scheint, nur aus Nebenwurzeln (vgl. Voss 1929, S. 186), die teils sehr zahlreich, aber nur 1–5 cm lang und dünn (0.2–0.4 mm dick), teils viel kräftiger sind, indem nicht wenige eine Länge von 40–60 cm und eine Spitzentiefe von 35–45 cm, nur selten 55 cm erreichen. Es hat den Anschein, als käme der Nebenwurzeltyp in der Weise zustande, dass die Primärwurzel (vgl. WARMING 1884, S. 26) früh abstirbt oder auch so, dass die Primärwurzel sich so schwach entwickelt, dass man sie von den ebenso kräftigen oder gar kräftigeren sprossbürtigen Wurzeln im späteren Alter nicht mehr unterscheiden kann.

Über die Verzweigungsverhältnisse der Wurzeln sei folgendes mitgeteilt. An der Hauptwurzel sind die Seitenwurzeln II Ordn. teils 8–35 cm lang (0.4–1.2 mm dick), verlaufen ziemlich steil schräg nach unten, ja biegen sogar bald senkrecht in den Boden ab, teils sind sie aber nur 2–8 cm lang (meistens nur 0.2–0.4 mm dick); diese kürzeren Seitenwurzeln fehlen in den basalen Teilen der älteren Wurzeln, in den Spitzenteilen sind sie aber bei allen Wurzeln vorhanden. Im allgemeinen ist die Verzweigung der älteren Pfahlwurzeln viel reicher in den apikaleren Teilen, wo sie ungefähr bei der Spitzentiefe der Nebenwurzeln beginnt. Die langen Wurzeln II Ordn. tragen ihrerseits wieder Wurzeln III Ordn. (verschieden lang, ausnahmsweise bis 8 cm) und diese einige Wurzeln IV Ordn. Die kürzeren Wurzeln II Ordn. haben nur Verzweigungen III Ordn. Die kürzeren Nebenwurzeln sind ziemlich schwach verzweigt, mit kurzen, dünnen Wurzeln II Ordn., spärlich auch mit solchen III Ordn. Die kräftigsten Nebenwurzeln verästeln sich etwa wie die Pfahlwurzeln. — Die Farbe aller Wurzeln ist weisslich graugelb.

Lychnis flos cuculi L.

Vorkommen und Sprossgrösse. Nur auf der Alchemilla-wiese, hier str. pc. Die Stengellänge 30–50 (58) cm, die meisten Individuen 1stengelig.

Alchemilla wiese. (2 Indiv. genau, 3 nur flüchtig untersucht.) Die 10–32 cm lange Primärwurzel geht sehr oberflächlich (Abb. 6 b), so dass ihre Spitzentiefe nur 3–4 cm beträgt. Die eine der zwei genau untersuchten Pflanzen hatte aber von der Primärwurzel nur ein kurzes Reststück übrig (Abb. 6 c) und das Wurzelsystem wurde fast nur aus Nebenwurzeln gebildet; ausser zahlreichen recht kurzen Nebenwurzeln waren auch 4 längere vorhanden, mit einer Länge von 15–25 cm und einer Spitzentiefe von 1–7 cm. Auch alle Individuen mit einer Hauptwurzel sind im Besitz von Nebenwurzeln. Eine der genau untersuchten Pflanzen hatte ausser zahlreichen solchen von geringer Länge noch zwei von 7 cm Länge (Spitzentiefe 0–1 cm). Die grösste Breite des Wurzelsystems betrug bei den zwei sorgfältig untersuchten Individuen 25 bzw. 40 cm. Die Hauptwurzel hat ausser zahlreichen kürzeren auch einige 5–14 cm lange Wurzeläste, bei welchen die Verzweigung sich bis zur IV Ordn. fortsetzt. Auch bei den längsten Nebenwurzeln wurden ausnahmsweise Verästelungen IV Ordn. wahrgenommen. Der Durchmesser der Hauptwurzelbasis beträgt 1–2.5 mm, derjenige der grössten Verzweigungen bis 1 mm, der Nebenwurzeln 0.15–0.9 mm. Die Farbe der Wurzeln ist schmutzig weiss.

Dianthus deltoides L.

Vorkommen und Sprossgrösse. Nur auf der Antennaria-wiese angetroffen, hier p. pc. Stengellänge 15–30 cm, die Stengelzahl oft hoch.

Antennaria wiese. (2 Indiv. sorgfältig, 3–4 weniger genau untersucht.) Beim kleineren genau untersuchten Individuum, das nur 6 fertile Sprosse besass, war nur ein Primärwurzel-system vorhanden (Abb. 7). Die Hauptwurzel ging vertikal bis zu einer Tiefe von 14 cm. Vier von ihren basalen Verzweigungen hatten eine Länge von 8–22 cm und verliefen sehr oberflächlich, so dass ihre Spitzentiefe nur 1 cm betrug; die anderen Äste II Ordn. waren viel kürzer. Die übrigen Individuen besaßen ausser der Hauptwurzel auch sprossbürtige Wurzeln. Meistens war der Hauptwurzelstamm nicht bis zur Spitze erhalten, sondern schon vor dieser abgestorben (abgebissen?) und in einigen Fällen korrelativ durch Wurzeläste ersetzt. Die Spitzentiefe dürfte man auf 14–20 cm schätzen können. Bei dem anderen der genau untersuchten Wurzelwerke



Abb. 7. *Dianthus deltoides* von der Antennariawiese. Herbariumexemplar ohne Nebenwurzeln. $\frac{1}{3}$ nat. Gr.

drang die Primärwurzel vertikal bis 14 cm tief in den Boden ein, hatte aber eine noch kräftigere, sehr oberflächlich verlaufende Verzweigung, die 30 cm lang und nur 1 cm tief gehend war, aber zwei 13 bzw. 23 cm lange und 10 cm tief dringende Äste (III Ordn.) aufwies; die übrigen Hauptwurzeläste waren kurz. Die Nebenwurzeln des betr. Individuums waren teils durch zahlreiche ganz kurze, teils durch einige 8–14 cm lange, 0.5–1.5 (8) cm tief endigende Wurzeln vertreten. Ungefähr ähnlich waren die Nebenwurzeln auch bei den anderen Individuen. Die wurzeltragenden, rhizomartigen Stammteile haben eine maximale Länge von 15 cm. Die Breite des Wurzelsystems beläuft sich auf 30–50 cm. Die recht reichliche Verästelung der Primärwurzel geht bei den kräftigsten Ästen bis zur V (VI?) Ordn., bei den Nebenwurzeln aber nicht über die IV Ordn. hinaus (ihre Äste II Ordn. sind 0.5–2 (5) cm lang). Die Primärwurzelbasis ist 0.7–2.5 mm dick, die größten Verästelungen (bei nicht näher untersuchten Individuen) sogar über 1 mm. Der Durchmesser der Nebenwurzeln beträgt 0.18–1.0 mm. Die Wurzelfarbe ist weisslich grau.

Trollius europaeus L.

Vorkommen und Sprossgrösse. Narduswiese: fq, sp – st cp; Alchemillawiese: fqq, st cp – cp. Stengelhöhe 30–60 (70) cm, die Stengelzahl nur 1. Die Pflanze tritt auf der Alchemillawiese verhältnismässig häufiger fertil auf als auf der Narduswiese.

Narduswiese. (2 vollständiger untersuchte Indiv., dazu einige, bei welchen nur einzelne, und zwar meistens abgebissene Wurzeln freigelegt wurden.) Ein grosser Teil der Wurzeln erwies sich als an der Spitze abgestorben, so dass die Wurzellänge und -Tiefe nur mangelhaft ermittelt werden konnten. Nach den heilen Wurzeln zu urteilen wäre die Wurzellänge 10–30 cm, die Spitzentiefe 2–16 cm, die Breite des Wurzelsystems etwa 40–50 cm. Die Wurzeln II Ordn. sind 0.5–3.5 cm lang, ziemlich reichlich vorhanden. Wurzeln III Ordn. wurden nur spärlich gefunden. Wurzel-dicke und -Farbe wie auf der Alchemillawiese.

Alchemillawiese. (9 Indiv., davon 2 steril.) (Abb. 8 a.) Der 0.5–2 cm lange aufrechte Grundstock trägt einen mächtigen Nebenwurzelbüschel mit 20–40 (10–60) Wurzeln, die gewöhnlich 18–35 cm, höchstens 50 cm lang sind und deren grosse Mehrzahl \pm waagrecht oder sehr flach schräg nach unten verläuft und eine Spitzentiefe von 2–8 cm erreicht. Steil oder gar senkrecht nach unten, und zwar bis zu einer Tiefe von höchstens 15 cm wachsen



Abb. 8. Wurzelsysteme von *Trollius europaeus* (a) und *Filipendula ulmaria* (b) von der Alchemillawiese. $\frac{1}{8}$ nat. Gr.

nur ganz vereinzelte Nebenwurzeln (s. Abb.). Die Breite des Wurzelbüschels ist im Vergleich zur Tiefe sehr gross, 70–100 cm. Wurzeln II Ordn. sind, mit Ausnahme der basalsten Teile der Nebenwurzeln, recht zahlreich vorhanden; ihre Länge beträgt zumeist 2–4 cm. Wurzeln III Ordn. findet man recht wenig. Die flach verlaufenden Nebenwurzeln sind etwas reichlicher verzweigt als die tiefer gehenden; ein Dimorphismus, wie er von TSCHIRCH (1905, S. 77) erwähnt wird, lässt sich aber (vgl. FLASKÄMPER 1910) schwerlich feststellen. Die Dicke der Nebenwurzeln beträgt an der Basis 0.8–1.4 mm. Die Wurzeln II Ordn. sind 0.22–0.36 mm dick. Die Farbe der Wurzeln ist sehr dunkelbraun, im trocknen Zustande beinahe schwarz.

Über die Entwicklung des Wurzelsystems während des Jugendstadiums s. bei LINKOLA (1935, S. 16).

Vergleichendes. Nach den allerdings sehr mangelhaften Beobachtungen zu schliessen, wäre die Wurzellänge auf der Narduswiese geringer als auf der Alchemillawiese, die Wurzeltiefe wiederum etwas grösser. Weitere Beobachtungen sind aber vonnöten.

Ranunculus auricomus L.

Vorkommen und Sprossgrösse. Narduswiese: r, pcc; Alchemillawiese: fqq, sp. Stengelhöhe 20–30 (35) cm, die Stengelszahl 1.

Alchemillawiese. (3 Indiv., dazu Wurzeln 5 anderer Indiv. untersucht.) Aus dem 1–2 cm langen, aufrechten Rhizom wächst ein Büschel mit 25–40 Nebenwurzeln von 13–33 cm Länge, im obersten Teil des Wurzelstocks von nur 2–12 cm Länge (junge Wurzeln) hervor. Die Spitzentiefe ist bei den meisten Wurzeln 1–10 cm, sonst bis 16 cm; eine Nebenwurzel erreichte jedoch eine Tiefe von 23 cm. Die \perp steil schräg nach unten gerichteten Wurzeln stehen in der Mehrzahl im Vergleich zu den \pm horizontalen und den ziemlich seltenen \perp vertikalen Wurzeln. Die Breite des Wurzelbüschels ist 50–60 cm. Die Verzweigung der Nebenwurzeln ist ziemlich spärlich und zwar bei allen Wurzeln ungefähr gleich. Die meisten Wurzeln II Ordn. befinden sich in den apikalen Teilen der Nebenwurzeln. Ihre Länge beträgt 1–3 cm. Wurzeln III Ordn. sind sehr spärlich vertreten. Der Wurzeldurchmesser beträgt

0.6–1.1 mm; die Wurzeln II Ordn. sind 0.3 mm dick. Die Wurzelfarbe ist schmutzig weiss.

Angaben über die allmähliche Ausbildung des Wurzelsystems während des Jugendstadiums s. bei LINKOLA (1935, S. 20).

Ranunculus acris L.

Vorkommen und Sprossgrösse. Antennariawiese: rr, nur steril; Narduswiese: p, pc, meistens steril; Alchemillawiese: fqq, sp (– st cp). Stengelhöhe 25–50 (60) cm, Anzahl der Stengel 1.

Narduswiese. (1 Indiv.) Die Wurzellänge wurde als 14–21 cm, die Spitzentiefe als 3–11 cm, bei einer vertikalen Wurzel als 17 cm gefunden; die Horizontalausbreitung betrug 30–35 cm. Wurzeln II Ordn. von 1–4 cm Länge sind recht zahlreich, Wurzeln III Ordn. nur spärlich vorhanden. Die Dicke war bei den gemessenen Nebenwurzeln 1.0–1.5 mm. Die Farbe ist schmutzig weiss.

Alchemillawiese. (4 Indiv.) Der 0.5–1 cm lange aufrechte Wurzelstock hat 10–20 Nebenwurzeln, die 13–25 cm, einige junge Wurzeln nur 3–8 cm lang sind und eine Spitzentiefe von 1–10 cm erreichen; bei einem kräftigen Individuum waren 3 lange senkrechte Wurzeln vorhanden, von denen eine bis zu einer Tiefe von 27 cm verfolgt wurde, hier aber abbrach. Die Richtung der Nebenwurzeln variiert zwischen horizontal und \pm vertikal; einige Wurzeln mit anfangs flachem Verlauf biegen sich später in ihren Spitzenteilen senkrecht nach unten. Die Breite des Wurzelsystems beträgt bei den schwächeren Individuen nur 25–30 cm, bei kräftigen bis 50 cm. Wurzeln II Ordn. sind ziemlich zahlreich vorhanden, am reichlichsten näher zu den Spitzen der Nebenwurzeln hin; ihre Länge ist etwa 1–3 cm. Wurzeln III Ordn. gibt es verhältnismässig wenig. Der Basaldurchmesser der Wurzeln I Ordn. ist 0.8–1.3 mm, der II Ordn. 0.24–0.34 mm. Die Farbe der Wurzeln ist auch hier schmutzig weiss.

Über die Entwicklung des Wurzelsystems während des Jugendstadiums s. bei LINKOLA (1935, S. 22).

Vergleichendes. Infolge der Knappheit der Beobachtungen lässt sich nur sagen, dass keine bemerkenswerten Unterschiede auf den zwei Standorten festgestellt wurden.

Der von v. ALTEN (1909, S. 186) und von METSÄVAINIO (1931, S.

228 u. 321) angegebene Dimorphismus mit Bereicherungs- und Ernährungswurzeln (v. ALTEN) bzw. Nähr- und Nähr-Stützwurzeln METSÄVAINIO), die sich insbesondere durch die Dicke und auch durch die Verzweigungsverhältnisse voneinander zu unterscheiden hätten, wurde bei den von uns untersuchten Individuen nicht eindeutig festgestellt. Jedenfalls sind Wurzeldurchmesser und Verzweigung bei gleichalten Wurzeln sehr wenig verschieden. Nach FREIDENFELT (1902, S. 159) schwankt die Verzweigung der Nebenzwurzeln bei *Ranunculus acris* je nach der Beschaffenheit des Standortes, in erster Linie nach dem Feuchtigkeitsgehalt des Bodens.

Ranunculus polyanthemus L.

Vorkommen und Sprossgrösse. Antennariawiese: st fq, pc; Narduswiese: st r, pcc, oft steril; Alchemillawiese: r, oft steril. Stengelhöhe auf der Antennariawiese 20–45 cm, auf der Narduswiese 25–50 cm und auf der Alchemillawiese 35–45 cm. Anzahl der Stengel pro Individuum 1.

Antennariawiese. (2 Wurzelsysteme, das eine nur teilweise ausgegraben.) Wegen der grossen Zahl der näher oder weiter von der Spitze (durch Maikäferlarven?) geschädigten Wurzeln liess sich die Klarlegung der Länge und Tiefe der Wurzeln nicht befriedigend bewerkstelligen. Nach den unverletzten Wurzeln zu urteilen beträgt die Wurzellänge 9–26 cm, die Spitzentiefe 3–14 cm (nur eine fast horizontale Wurzel wurde beobachtet) und die Breite der Bewurzelung etwa 35 cm. Wurzeln II Ordn., mit einer Länge von 0.5–4 cm, findet man teilweise ziemlich reichlich, Wurzeln III Ordn. bedeutend weniger oder überhaupt nicht. Die Dicke der Wurzeln I Ordn. ist 1.2–1.8 mm, der II Ordn. 0.27–0.34 mm. Die Farbe ist bleich gelblichbraun.

Narduswiese. (1 Indiv.) Von dem bis 4 cm tief sich erstreckenden Rhizom gehen beim untersuchten Individuum 21 Wurzeln aus, die sämtlich zuerst seitwärts, oft sogar waagerecht gerichtet sind, sich aber später fast alle tiefer suchen. Die Wurzellänge beträgt 11–30 cm, die Spitzentiefe 4–19 cm, bei einer (30 cm langen) Wurzel sogar 26 cm, die Breite des Wurzelsystems 35 cm. Wurzeln II Ordn. sind teilweise recht zahlreich, ihre Länge 0.5–3.5 cm. Wurzeln III Ordn. findet man weniger oder keine. Die tiefstgehende lange Wurzel hatte nur kurze, spärliche Verzweigungen, und zwar

nur in den Spitzenteilen. Die Wurzeldicke wurde nicht gemessen. Farbe wie oben.

Alchemillawiese. (1 Individ., nur einige Wurzeln freigelegt.) Die untersuchten Wurzeln des 1.5 cm langen Rhizoms waren 28–35 cm lang, 8–23 cm tief gehend. Ein paar an der Spitze abgestorbene Wurzeln, die hier nicht berücksichtigt worden sind, wurden wahrgenommen. Die Breite des Wurzelbüschels wurde auf 50 cm geschätzt. 0.5–3.5 cm lange Wurzeln II Ordn. sind reichlich vorhanden, Wurzeläste III Ordn. dagegen seltener. Die Dicke der Wurzeln I Ordn. beträgt 0.9–1.4 mm, diejenige der II Ordn. 0.21–0.35 mm.

Vergleichendes. Die Knappheit der Beobachtungen und die zahlreichen Wurzelschädigungen erschweren den Vergleich der Wurzelverhältnisse auf den verschiedenen Standorten. Es scheint jedoch, als wären hier keine grösseren Unterschiede vorhanden.

Potentilla argentea L.

Vorkommen und Sprossgrösse. Nur auf der Antennaria-wiese, hier aber st fq, pc. Stengelhöhe 8–25 cm.

Antennaria-wiese. (3 sorgfältig freigelegte Wurzelsysteme, 3 weniger genau untersucht.) Eine der sorgfältig untersuchten Pflanzen hatte nur ein Primärwurzelsystem, alle übrigen waren auch mit einigen schwächlichen, aus dem kurzen Rhizomteil herauswachsenden Nebenwurzeln versehen. Bei der ersterwähnten Pflanze war die Hauptwurzel in einer Tiefe von 4 cm abgebrochen, durch eine Verzweigung aber, die abwärts bis 17 cm tief verlief, ersetzt worden. Die basalen Wurzelzweige, die bis zur V Ordn. verästelt waren, hatten eine Länge von 8–32 cm und eine Spitzentiefe von 3–14 cm. Beim zweiten eingehend untersuchten Individuum war die Primärwurzel schon in einer Tiefe von 3 cm abgebrochen (abgebissen?); die 4 gröberen Wurzeläste hatten eine Länge von 10–25 cm und eine Spitzentiefe von 5 (2)–7 cm. Die Hauptwurzel des dritten Individuums war unversehrt, vertikal und erreichte eine Spitzentiefe von 28 cm; ihre gröbsten, in einer Tiefe von 2–6 cm inserierten Verzweigungen waren schräg nach unten gerichtet, die längste 22 cm lang, 23 cm tief gehend; die

recht reichliche Verästelung liess sich teilweise bis zur V Ordn. verfolgen. Die sorgfältig freigelegten *Nebenwurzeln* waren meistens nur 2–4 cm lang, 1–3 cm tief gehend, eine von ihnen erreichte jedoch eine Länge von 15 cm und eine Spitzentiefe von 6 cm; die Verästelung endigte hier mit der III Ordn. Ein anderes Individuum war im Besitz von noch längeren, sehr groben *Nebenwurzeln*, deren Länge und Spitzentiefe aber nicht bestimmt wurden. Wie aus dem Angeführten hervorgeht, ist der grösste Tiefgang der Wurzeln bei verschiedenen Individuen sehr ungleich, normalerweise dürfte aber die Wurzeltiefe etwa 20–30 cm betragen. Die Breite des Wurzelsystems ist bei den 3 genau untersuchten Pflanzen 25–30 cm. Der basale Durchmesser der Hauptwurzel beträgt 1–3 mm, ihrer grössten Verzweigungen bis 1 mm. Als Dicke der *Nebenwurzeln* wurde 0.2–0.4 mm, bei einem Individuum mit langen, alten *Nebenwurzeln* bis 1 mm gemessen. Die Farbe der Wurzeln ist braun.

Potentilla erecta (L.) Hampe

Vorkommen und Sprossgrösse. *Nardus-* und *Alchemilla-*wiesen: fq. st cp – cp. Stengellänge auf der *Nardus*wiese 15–30 cm, auf der *Alchemilla*wiese 10–25 cm. Die Anzahl der Stengel pro Individuum beläuft sich auf 1–2 (3).

*Nardus*wiese. (2 Indiv.) Als Wurzellänge wurde 9–21 cm, als Spitzentiefe 4–14 cm vermerkt. Die Breite des Wurzelsystems wurde auf 25–30 cm geschätzt. Wurzeln II Ordn. waren 0.5–3 cm lang und ziemlich zahlreich vorhanden, Wurzeln III Ordn. sah man nur spärlich. Die basale Dicke der Wurzeln I Ordn. beträgt 0.3–1.2 mm, die der II Ordn. 0.1–0.2 (0.3) mm. Wurzelfarbe wie unten.

*Alchemilla*wiese. (10 Indiv., davon 2 steril.) Aus dem \pm aufrechten, selten niederliegenden, 1.5–4.5 cm langen, 0.25–1 cm dicken Rhizom wachsen 6–15 *Nebenwurzeln* hervor, mit einer Länge von 12–23 cm und einer Spitzentiefe von 2–16 cm. Etwa die Hälfte der Wurzeln verläuft ziemlich waagerecht; ihre Länge beträgt 12–16 cm und die Spitzen liegen nur 2–4 cm tief. Die übrigen Wurzeln wachsen geradeaus oder bogenförmig nach unten, sind 12–23 cm lang und erreichen eine Spitzentiefe von 7–16 cm. Die Breite des Wurzelwerkes beträgt etwa 30 cm. Alle *Nebenwurzeln* sind nur recht spärlich verzweigt, mit 0.5–3 cm langen Verästelungen. Wurzeln III Ordn. sind sehr schwach vertreten.

Die Wurzeldicke wie auf der Narduswiese; es wurden jedoch bis 1.6 mm dicke Wurzeln gemessen (solche Wurzeln verschmälern sich aber oft rasch). Die Wurzelfarbe ist braun bis dunkelbraun.

Über die Entwicklung des Wurzelsystems und des Knollenrhizoms während des Jugendstadiums s. bei LINKOLA (1935, S. 24).

Vergleichendes. Ganz flach gehende Wurzeln, die auf der Alchemillawiese ungefähr die Hälfte aller Nebenwurzeln ausmachen, wurden auf der Narduswiese nur einige wenige vermerkt. Im übrigen aber dürfte das Wurzelsystem auf der Narduswiese nicht tiefergehend sein als auf der Alchemillawiese.

Geum rivale L.

Vorkommen und Sprossgrösse. Nur auf der Alchemillawiese, hier aber fq, st pc, jedoch meistens steril. Stengelhöhe 20–40 (45) cm.

Alchemillawiese. (3 Indiv.) Aus dem beinahe horizontal, zum Teil halb oberflächlich liegenden, 5–10 cm langen Rhizom gehen etwa 10–20 kräftige Nebenwurzeln aus, von denen die Mehrzahl beiderseits in einem Winkel von 20–30° ausstrahlt, die anderen noch flacher oder auch steiler, vereinzelte auch \pm vertikal gerichtet sind. Sie haben eine Länge von 9–26 (33) cm und eine Spitzentiefe von nur 2–10 (14) cm. Die Breite des Wurzelsystems beträgt etwa 40 (30–50) cm. Wurzeln II Ordn., 0.5–3 cm lang, sind \pm zahlreich, zuweilen jedoch nur in den Spitzenteilen vorhanden. Wurzeln III Ordn. findet man nicht so reichlich. Ausnahmsweise kann man einige Wurzeln IV Ordn. finden. Die Dicke der Nebenwurzeln beläuft sich auf 0.9–1.2 mm, die der Wurzeln II Ordn. auf 0.15–0.20 mm. Die Farbe ist ziemlich dunkelbraun.

Die Entwicklung des Wurzelsystems während der Jugendzeit wird bei LINKOLA (1935, S. 29) beschrieben.

Vergleichendes. METSÄVAINIO (1931, S. 246) hat 4 Wurzelsysteme auf einer braunmoorartigen Moorwiese untersucht und als Wurzellänge 14–20 cm, als Tiefe 5–10 cm gefunden. Die Längen- und Tiefenverhältnisse des Wurzelsystems sind also hier im grossen und ganzen denjenigen auf der Alchemillawiese recht ähnlich.

Filipendula ulmaria Maxim.

Vorkommen und Sprossgrösse. Narduswiese: rr, nur steril; Alchemillawiese: sp – st fq, pc und meistens steril. Stengelhöhe 25–50 (60) cm.

Alchemilla wiese. (5 Indiv., doch 2 nur teilweise ausgegraben.) (Abb. 8 b.) Das horizontale, 3–10 cm lange Rhizom hat 15–55 Nebenwurzeln von 20–50 cm Länge (in der Nähe der Rhizomspitze sind die jungen Wurzeln nur 4–12 cm lang) und 0.5–7 cm Spitzentiefe. Nur einige wenige Wurzeln, und zwar im allgemeinen nur die kürzesten, dringen tiefer, doch nur höchstens 12 cm tief. Nur diese Wurzeln stehen steiler schräg, alle übrigen verlaufen flach und mehrere merkwürdigerweise in ihren apikalen Teilen in geringerer Tiefe als in ihren mittleren Teilen; senkrecht nach unten gehende Wurzeln fehlen völlig. Ausnahmsweise verlaufen einige Wurzeln in der Längsrichtung des Rhizoms. Die Breite des Wurzelsystems kann sich sogar bis auf 1 m belaufen. Wurzeln II Ordn., 1–4 cm lang, sind ziemlich zahlreich vorhanden, Wurzeln III Ordn. kommen nur spärlich vor. Die Dicke der Nebenwurzeln ist 0.9–1.5 mm, die der Wurzeln II Ordn. 0.2–0.32 mm. Die Farbe ist braun, bei alten Wurzeln dunkel rötlichbraun, bei dürrten Wurzeln fast schwarz.

Vergleichendes. Auf der *Deschampsia caespitosa-Filipendula*-Wiese in Hattula wurde ein grosses Individuum mit 24–48 cm langen, 0.5–21 cm tief gehenden Wurzeln untersucht; eine Wurzel war sogar 74 cm lang, verlief aber nur 0.5–1 cm tief.

Auf einem Quellenweissmoor hat METSÄVAINIO (1931, S. 240 u. 363, Abb. S. 241) hauptsächlich schräg oder abwärts verlaufende Wurzeln mit bis 17.5 cm tief gehenden Spitzen gefunden. Die Wurzellänge auf dem betr. Weissmoor war beträchtlich niedriger (nur ca. 25 cm) als auf unseren Wiesenstandorten.

Alchemilla pastoralis Schmidt

Vorkommen und Sprossgrösse. Antennaria- und Narduswiesen: str, pcc; Alchemillawiese: fqq, st cp – cp. Stengelzahl pro Individuum 1–3, Länge der fertilen Stengel 10–15 cm, auf der Antennariawiese jedoch nur 9–10 cm.

Antennariawiese. (4 Indiv., doch nur teilweise ausgegraben.) Der Untersuchung stellt hier die grosse Sterblichkeit der Wurzeln bedeutende Schwierigkeiten in den Weg. Auf der Unterseite des horizontalen, oberflächlich verlaufenden Rhizoms findet man nur in den allerjüngsten Teilen unverletzte, junge Wurzeln,

sonst aber nur Narben oder abgestorbene Wurzelstümpfe. Auch von den seitwärts ausgehenden Wurzeln sind mehrere bis zu ihrem Grunde abgestorben oder sind nur 5–8 cm lang, mit abgebrochenen Spitzen. Die frischen Wurzeln verlaufen im allgemeinen flach, oft \pm horizontal oder in ihrem basalen Teil erst schräg, richten sich aber bald wieder waagerecht oder sind sogar schwach aufwärtsgerichtet, gleichsam vor der grösseren Tiefe schreckend; andere horizontale Wurzeln wiederum senken ihren kurzen Spitzenteil einige cm abwärts, in ein paar Fällen sogar einen rechten Winkel bildend. Die Länge dieser Wurzeln war 12–24 cm und ihre Spitzentiefe 1–7 cm. Tiefer dringende Wurzeln erwiesen sich als selten, vertikal gehende Wurzeln fehlen aber nicht völlig; in einem Falle wurde eine frische Spitze in einer Tiefe von sogar 16 cm gefunden (die Länge dieser Wurzel betrug 19 cm). Die Breite des Wurzelsystems ist kaum grösser als 40 cm. Wurzeln II Ordn., 0.5–3 cm lang, sind recht zahlreich vorhanden, ebenso solche III Ordn. Die Dicke der Wurzelbasis beträgt 0.8–1.3 (1.4) mm; die Wurzeln verschmälern sich oft ziemlich rasch. Die Wurzeln II Ordn. sind 0.15–0.24 mm dick. Die Farbe der frischen Wurzeln ist braungelb.

Nardus wiese. (1 Indiv.) Als Wurzellänge wurde 12–29 cm, als Tiefe der Wurzelspitzen 1–13 cm gefunden. Die Mehrzahl der Wurzeln nimmt eine flach schräge Richtung ein, einige, u.a. die 29 cm lange Wurzel, gehen waagerecht; die am tiefsten gehende Wurzel verlief erst schräg, richtete sich aber bald ganz abwärts. Wurzeläste II (0.5–3 cm lang) und III Ordn. sind gewöhnlich \pm reichlich vorhanden, auch einige IV Ordn. wurden entdeckt. Durchmesser der Nebenwurzeln 0.65–1.3 mm.

Alchemilla wiese. (5 Indiv.) Aus dem horizontalen Rhizom, das bei den untersuchten Pflanzen 5–8 cm lang ist, wachsen seitwärts radial 25–60 Nebenwurzeln hervor, die mit Ausnahme der auf dem jüngsten Rhizomteil sitzenden allerjüngsten, noch unverzweigten, kurzen Wurzeln 20–31 cm lang sind und eine Spitzentiefe von 1–12 cm aufweisen. Die meisten sind flach horizontal, einige flach schräggerichtet; senkrecht nach unten verlaufende Wurzeln fehlen gänzlich. Die Breite des Wurzelwerkes beträgt etwa 55 cm. Wurzeln II Ordn. treten ziemlich zahlreich in allen Teilen der Nebenwurzeln auf; ihre Länge variiert von 0.5 bis 3 cm. Auch Wurzeln III Ordn. sind recht zahlreich. Wurzeldicke

wie auf der Antennariawiese. Farbe braungelblich, bei älteren Wurzeln recht dunkel.

Die Entwicklung des Wurzelsystems während des Jugendstadiums bei *Alchemilla vulgaris* coll. hat LINKOLA (1935, S. 26) beschrieben.

Auch auf der Trockenwiese in Hattula (2 Indiv.) waren alle älteren Wurzeln an der Spitze abgebrochen; die längsten heilen Wurzeln waren 13–15 cm lang mit einer Spitzentiefe von 4–7 cm.

Alchemilla glomerulans Bus.

Vorkommen und Sprossgrösse. Nur auf der Alchemillawiese, hier aber fq – st fq und sp. Stengellänge 10–20 cm, Stengelzahl 1–2.

Alchemillawiese. (3 Indiv.) Rhizomgrösse wie bei der vorigen Art. Die Anzahl der Nebenwurzeln beläuft sich auf 20–40, ihre Länge auf 12–29 cm, meistens über 20 cm, die Spitzentiefe auf 1–18 cm. Horizontale Wurzeln sind wenig vorhanden: die meisten Wurzeln erstrecken sich schräg, einige sogar vertikal nach unten. Die Breite des Wurzelsystems ist folglich kleiner als bei *A. pastoralis*, nur etwa 40 cm, dagegen erreicht die Wurzeltiefe, wie ersichtlich, bedeutend grössere Werte. Verzweigung der Wurzeln wie bei *A. pastoralis*, die Dicke etwas grösser (1.0–1.5 mm, bei den Wurzeln II Ordn. 0.2–0.4 mm), die Farbe etwas rötlicher.

Trifolium spadiceum L.

Vorkommen und Sprossgrösse. Antennariawiese: r, pcc; Narduswiese: st r, pcc; Alchemillawiese: st fq, pc – st pc. Stengellänge auf der Antennariawiese etwa 10 cm, auf der Alchemillawiese 10–20 cm. Fast stets nur 1stengelig. Bienn, vielleicht auch Herbstannuell.

Antennariawiese. (2 Indiv.) Die Hauptwurzel ist nur 3–3.5 cm lang und vertikal gerichtet. Wurzeln II Ordn. sind ziemlich zahlreich vorhanden, 2–4 cm lang und teilweise tiefer gehend als die Primärwurzel, so dass die Bewurzelungstiefe 3.5–4.5 cm, die Breite der Bewurzelung 7–8 cm beträgt. Wurzeln III Ordn. sieht man nicht wenig. Die Wurzeldicke am Wurzelhals beträgt 1.5–1.75 mm. Die Seitenwurzeln sind bis 0.46 mm dick.

Narduswiese. (3 Indiv.) Die Länge der Primärwurzel

beträgt 3.5–4 cm, die der ziemlich zahlreichen Seitenwurzeln II Ordn. 2–4.5 cm. Wurzeln III Ordn. wie oben. Die Wurzeltiefe ist, dank einiger tiefer eindringenden Seitenwurzelspitzen, 1–4.5 cm, die Breite etwa 8 cm. Wurzeldicke nicht gemessen.

Alchemillawiese. (8 Indiv.) Besonders auf diesem Standort bildet der Stammgrund oberhalb des $\frac{1}{4}$ – $\frac{1}{2}$ cm tief in den Boden verlegten Wurzelhalses eine scharfe Biegung. Die Primärwurzel richtet sich von hier vertikal nach unten, hat eine Länge von 3–4 (5) cm und ist an der Spitze gewissermassen wie verkümmert (so auch auf den anderen Standorten). Die ziemlich zahlreich vorhandenen Wurzeln II Ordn. sind 2–4 cm, bei den kräftigsten Individuen ausnahmsweise bis 6.5 cm lang, \pm horizontal oder seicht nach unten gerichtet; bei einigen Individuen erstrecken sich vereinzelte Wurzeläste tiefer als die Hauptwurzel. Wurzeln III Ordn. findet man auf jeder Wurzel II Ordn. mehrere. Die Tiefe des Wurzelsystems beträgt 3.5–5 (6) cm, die Breite 8–12 cm. Die Dicke der Hauptwurzel an der Basis ist 1–1.75 mm, die der Seitenwurzeln bis 0.42 mm. Die Wurzelfarbe ist gelblich grauweiss. — Bakterienknöllchen sind auf sämtlichen Standorten vorhanden.

Vergleichendes. Das Wurzelsystem ist auf sämtlichen untersuchten Standorten sehr gleichartig, stets schwächlich.

Trifolium repens L.

Vorkommen und Sprossgrösse. Antennariawiese: st fq, st pc; Narduswiese: st r, pc; Alchemillawiese: fqq, sp (–st cp). Der niederliegende, oberflächlich kriechende Stengel (1–1.5 mm, auf der Antennariawiese bis 2 mm dick) war in den untersuchten Fällen auf einer Strecke von 15–20 cm lebend und meistens verzweigt. Der Blütenstandsstiel ist auf der Alchemillawiese 10–20 cm lang; auf der Antennariawiese ist die Art in der Regel steril.

Antennariawiese. (3 Indiv., alle steril.) Bei allen drei untersuchten Individuen war die Primärwurzel noch erhalten, obwohl in recht verschiedenartiger Ausbildung: 1) Die Primärwurzel, die nur einem einzigen Horizontalstengel angehört, ist ganz senkrecht gestellt, 6.5 cm lang und mit ziemlich kurzen, schräg nach unten gerichteten Seitenwurzeln II Ordn. versehen, die wiederum kurze Wurzeln III Ordn. tragen. 2) Die Primärwurzel trägt zwei kräftige, verzweigte Kriechstämme und verläuft zuerst 4 cm verti-

kal, richtet sich aber dann ganz horizontal und endigt mit einer Länge von 11 cm und einer Spitzentiefe von 4 cm; ausser einigen kürzeren Verzweigungen treibt sie am Knie eine fast waagerechte, 4 cm lange Seitenwurzel aus. 3) Die Primärwurzel bildet eine Zentralwurzel mehrerer Kriechstämme, von denen zwei nur durch verfaulte Basisreste mit den übrigen verbunden sind; die Hauptwurzel ist am Grunde recht dick, verschmälert sich dann aber, indem sie vertikal nach unten dringt, sehr schnell; in einer Tiefe von 4 cm, von wo man sie wahrscheinlich noch mindestens 2–3 cm weiter hätte verfolgen können, brach sie leider beim Ausgraben ab und ging verloren; diese Primärwurzel verzweigt sich in einer recht unerwarteten Weise, indem sie in einer Tiefe von 2 cm zwei horizontal gehende Seitenwurzeln II Ordn. mit einer Spitzentiefe von 3 bzw. 3.5 cm entsendet; beide diese Seitenwurzeln sind ihrerseits in lange (grösste Länge 11 cm), waagerechte Verzweigungen aufgelöst, welche die Verästelung bis zur IV Ordn. fortsetzen. — Die *N e b e n w u r z e l n*, die an beliebigen Stellen auf der Unterseite aller Kriechstämme entstehen, verhalten sich viel einheitlicher; sie richten sich alle \pm nach unten, seichter oder meistens steiler, zuweilen ganz senkrecht, und erreichen eine Länge von 2–10 cm und eine Spitzentiefe von 1.5–6 cm. Ihre Verzweigungen, also Wurzeln II Ordn., sind 0.5–2.5 (4.5) cm lang und oft in reichlicher Zahl vorhanden; Wurzeln III Ordn. treten meist nur \pm spärlich auf. — Der Basaldurchmesser der Primärwurzel kann sich sogar bis auf 1.2 mm belaufen; die Nebenwurzeln sind 0.3–0.6 mm dick. Die Wurzelfarbe ist schmutzig gelblich, ins Braungraue spielend.

Narduswiese. (2 Indiv.) Die Verhältnisse wie auf der Alchemillawiese. Als Nebenwurzellänge wurde jedoch nur 3–7 cm, als ihre Spitzentiefe 1.5–7 cm und als Länge der Wurzeln II Ordn. 0.5–2 (3) cm festgestellt. Der Durchmesser der Wurzeln I Ordn. betrug 0.3–0.6 (0.9) mm, der Wurzeln II Ordn. bis 0.2 mm. Die Farbe wurde als schmutzig weisslich geschätzt.

Alchemillawiese. (4 Indiv.) In keinem der untersuchten Fälle wurde eine Hauptwurzel angetroffen, sondern die Individuen bestanden aus lauter Nebenwurzeln tragenden Kriechsprosssystemen, die am Grunde verfault waren. Die Länge der Nebenwurzeln beträgt 3–9 (12) cm und ihre Spitzentiefe in der Regel 2–6 cm, in einem Falle jedoch 9 cm (Länge der Wurzel 10.5 cm), in einem

anderen 12 cm (12 cm lange, vertikale Wurzel). Die Richtung der Nebenwurzeln ist die gleiche wie auf der Antennariawiese, doch wurde auch eine ganz oberflächlich gehende, 2.5 cm lange Wurzel vermerkt. Wurzeln II Ordn. sind meistens reichlich vorhanden; sie sind 0.5–2.5 cm lang, eine vertikale, 4 cm lange Nebenwurzel (es ist nicht ganz ausgeschlossen, dass es eine Hauptwurzel war) trug aber zwei 3 bzw. 5 cm lange, waagerechte, nur 1–1.5 cm tief liegende Verzweigungen. Wurzeln III Ordn. sind meistens spärlich, zuweilen aber auch reichlicher vorhanden. Die Nebenwurzeldicke beträgt 0.25–0.53 mm, die Dicke der größten Seitenwurzeln bis 0.2 mm. Die Farbe ist schmutzig weiss.

Vergleichendes. Sowohl auf der Antennaria- als auf den Frischwiesen ist das Wurzelsystem recht oberflächlich. Nur auf der ersteren wurden Sprosssysteme mit einer Primärwurzel angetroffen. Die Erhaltung der Primärwurzel auf der trocknen Antennariawiese kann vielleicht als vom Standort bedingt betrachtet werden (vgl. S. 132).

Nach P. NIELSEN (WARMING 1884, S. 48) sei die Primärwurzel 2–4-jährig. — Von ORTH (1894, Taf. I:3) und WEAVER (1920, S. 136) werden recht tief gehende Hauptwurzeln bei kultivierten Weissklee-Individuen angegeben.

Trifolium pratense L.

Vorkommen und Sprossgrösse. Antennariawiese: r, pcc; Narduswiese: r, pcc; Alchemillawiese: fqq, st pc – sp. Stengellänge auf den Antennaria- und Narduswiesen 8 (6)–17 cm, auf der Alchemillawiese 10–20 (25) cm. Stengelzahl pro Individuum 1–5(8). Es handelt sich hier stets um den wilden Rotklee (v. *spontaneum* Willk.?).

In der Literatur wird der Rotklee wiederholt als eine mit seiner gut entwickelten Pfahlwurzel tief wurzelnde Pflanze angegeben. So führt DE VRIES (1877, S. 926) nach THIEL einen Tiefgang von sogar 2 m, ORTH (1894, Taf. I:3) einen solchen von 145 cm an. Von SCHULZE (1914, S. 26) wird als Länge der Wurzeln im Anfang des dritten Jahres 37–207.5 cm angegeben. Das reife Wurzelsystem auf einem 6-jährigen Grasland in Nebraska drang nach den Angaben WEAVERS (1920, S. 138; vgl. auch die Abb. S. 137) 8–9 Fuss, eine Wurzel sogar 10 Fuss tief. Nach FRAAS (bei HEGI IV:3, S. 1331) erreicht die Pfahlwurzel eine Tiefe von 63 cm. Diese und

zahlreiche andere Angaben beziehen sich indessen — wenigstens in der Regel — auf kultivierte Individuen und zwar auf Kulturformen des Rotklee.

Der auf unseren Wiesen vorkommende wilde, kleinwüchsige Rotklee verhält sich anders. Nur ausnahmsweise erreicht sein Wurzelsystem beträchtlichere Tiefen, seine Hauptwurzel ist nur selten kräftig ausgebildet, meistens ist sie vergänglich. Dies alles steht aber in mehr oder weniger naher Beziehung zum Standort. Bevor wir diese Verhältnisse auf den verschiedenen Wiesenstandorten näher ins Auge fassen, seien einige allgemeine Bemerkungen über das Wurzelsystem des Rotklee auf der Alchemillawiese, wo er am genauesten untersucht wurde, vorausgeschickt.

Wie bei den meisten Stauden auf unserer Alchemillawiese (vgl. LINKOLA 1935), dauert das Jugendstadium bzw. das primäre Erstarkungsstadium des Rotklee mehrere, vermutlich 6–8 Jahre. Schon während dieser Zeit, also bevor das florale Stadium erreicht wird, stirbt die Hauptwurzel nicht selten ab. Wir trafen Jungpflanzen an, die nur vier Laubblätter trugen und kaum älter als 3–4jährig waren, dessenungeachtet aber schon den Hauptteil ihrer Primärwurzel verloren hatten. Bei allen älteren Jungpflanzen, deren Primärwurzel noch gesund war, war sie seitwärts abgebogen, so dass die Wurzeltiefe nur geringe Werte erreichte. Am tiefsten verlief eine gut ausgebildete Hauptwurzel bei einer wahrscheinlich 3–4jährigen Jungpflanze. Die Wurzellänge betrug hier 8 cm, die Spitzentiefe 6–7 cm; der Durchmesser am Wurzelhalse war 0.6 mm; die Seitenwurzeln hatten eine Länge von 2–3 cm.

Von den zahlreichen auf der Alchemillawiese ausgegrabenen fertilen Individuen war nur bei etwa 15 % ein längerer Abschnitt der Primärwurzel erhalten geblieben. Nur ein kurzer basaler Teil dieser persistierenden Primärwurzel war abwärts gerichtet, der Hauptteil verlief mehr oder weniger waagerecht. Bei allen anderen Rotklee-Individuen waren nur die basalen senkrechten Teile der Hauptwurzel oder ausser diesen noch ein Teil des \pm horizontal gehenden Abschnittes übrig, dieser meistens vermorscht und äusserst zerbrechlich; bei einigen war wahrscheinlich die ganze Hauptwurzel schon verwest, so dass der unterirdische senkrechte Teil nur durch ein in den Boden versenktes 1–3 cm langes Rhizom vertreten war. Hier war folglich das ganze Wurzelsystem aus sehr oberflächlich ver-

laufenden Nebenwurzeln gebildet. Auch bei den mit einer Primärwurzel oder deren Reste versehenen Individuen besteht das Wurzelsystem zum bedeutenden Teil aus Nebenwurzeln, die oberhalb der Seitenwurzeln der Hauptwurzel entstehen. Der Rotklee neigt ja, wie schon DE VRIES berichtet (1877, S. 925), stark zur Bildung von Nebenwurzeln, die »sich in den obersten Schichten der Krume« ausbreiten und »die seitliche Ausdehnung des Wurzelwerkes« vermitteln (DE VRIES l. c.). Die am tiefsten im Boden gelegenen Seitenwurzeln bzw. Nebenwurzeln sterben natürlich, indem derjenige Teil der Primärwurzel oder des Rhizoms, der sie erzeugt hat, in Verwesung übergeht, auf unserer Alchemillawiese allmählich ab und werden durch oberflächlicher entstandene ersetzt. Solche abgestorbene, am tiefsten gelegene Wurzeln wurden im Wiesenboden nicht selten angetroffen.

Nach DE VRIES (1877, S. 928) wird das allmähliche Hineinkriechen der Kleepflanzen in den Boden durch die Kontraktilität der Hauptwurzel zustandegebracht. Bei unseren Wiesenindividuen mit vergänglicher Hauptwurzel ist dies aber in der Länge selbstverständlich nicht möglich. Vielleicht wird das Versenken des Rhizoms hier wenigstens teilweise durch die schräg nach unten verlaufenden weisslichen, ziemlich kurzen, augenscheinlich erst im betr. Sommer gebildeten Nebenwurzeln besorgt, die man im Juli zu mehreren besonders in den jüngsten Teilen des Wurzelstocks wahrnimmt. Diese Wurzeln sterben, wie es scheint, schon im folgenden Sommer zum grössten Teil ab; im Juli sind nämlich diese schräg gehenden Wurzeln des vorigen Sommers im Sterben begriffen oder gänzlich tot, nur einige sind noch frisch. Durch ihre schräge Richtung, spärliche Verzweigung und geringere Länge unterscheiden sich die betr. Wurzeln meistens deutlich von den mehr horizontal verlaufenden anderen Nebenwurzeln, die als Ernährungswurzeln zu betrachten sind. Eine nähere Untersuchung der erwähnten Zugwurzeln wäre sicherlich der Mühe wert.

Nach diesen einleitenden Bemerkungen über den allgemeinen Bau des Wurzelsystems sei hier eine Detailbeschreibung von den verschiedenen Standorten gegeben.

A n t e n n a r i a w i e s e. (3 genauer untersuchte Wurzelsysteme, dazu einige andere weniger sorgfältig herausgegraben.) Die meisten Individuen haben hier eine persistierende, vertikal gehende *H a u p t*-



Abb. 9. Herbariumproben dreier *Trifolium pratense*-Individuen von der Antennariawiese. a. Haupt-, Seiten- und Nebenwurzelsystem. b. Waagerechte Hauptwurzel nebst einigen schwächlichen Nebenwurzeln. c. Zahlreiche Seitenwurzeln aus dem Reststumpf der Hauptwurzel ausgegangen, auch schwache Nebenwurzeln. Die Wurzelsysteme nicht mit den Wurzelspitzen herausgegraben. $\frac{1}{3}$ nat. Gr.

w u r z e l. Bei einigen ist diese pfahlwurzelartig verdickt und als führendes Zentralorgan senkrecht nach unten gerichtet (Abb. 9 a, 10), bei anderen tritt sie aber an Bedeutung zurück, indem einige Seitenwurzeln oder sogar Nebenwurzeln kräftiger ausgebildet sind. Zwei Fälle, in welchen die Primärwurzel horizontal gerichtet (Abb. 9 b) und das ganze Wurzelsystem sehr seicht gelegen war, wurden notiert. Auch ein Fall mit gänzlich abgefallener Primärwurzel (Abb. 9 c) wurde beobachtet. Als Länge der Primärwurzel wurde nur 5–16 cm gefunden, als ihre Spitzentiefe 5 (3)–15 cm. Die Länge der gröberen Seitenwurzeln betrug 6–26 cm (eine Wurzel II Ordn. sogar 48 cm), ihre Spitzentiefe 2–14 cm; es wurde auch eine 38 cm lange, 33 cm tief gehende, ziemlich dünne Seitenwurzel in einem Wurzelsystem mit in den apikalen Teilen stark geschwächter Primärwurzel beobachtet. Die Verzweigung der Primärwurzel setzt sich bis zur V Ordn. fort; die Verzweigung ist im übrigen ziemlich reich. Die **N e b e n w u r z e l n**, die nicht bei allen jüngeren Individuen vorkommen, sind verschieden stark ausgebildet und in verschiedener Anzahl auftretend; die längsten gemessenen waren 12–42 cm lang, mit einer Spitzentiefe von 0–10 cm.



Abb. 10. Herbariumprobe von *Trifolium pratense* von der Antennariawiese. Primärwurzelsystem nebst einer langen und einigen kurzen Nebenwurzeln. $\frac{1}{3}$ nat. Gr.

Bakterienknöllchen sind recht spärlich vorhanden. Die Breite des Wurzelsystems variiert stark, dürfte aber gewöhnlich etwa 30–40 cm ausmachen. Die grösste Dicke der Hauptwurzelbasis beträgt 3 (4?) mm. Die Wurzelfarbe ist schmutzig braun, bei den jüngsten Wurzeln fast weisslich.



Abb. 11. Herbariumprobe eines *Trifolium pratense*-Individuums mit waagerechter Hauptwurzel und Nebenwurzeln von der Narduswiese. $\frac{1}{4}$ nat. Gr.

Nardus wiese. (3 Individ. genau, eines nur oberflächlich untersucht.) Von den vier untersuchten Pflanzen hatten nur zwei ihre *Primärwurzel* behalten, diese verlief aber in beiden Fällen \pm waagrecht. In einem Falle war sie 12 cm lang mit einer Spitzentiefe von 5 cm; beim zweiten Individuum (Abb. 11) brach sie in einer Entfernung 14 cm von der Basis in einer Tiefe von nur 2 cm ab und konnte nicht bis zur Spitze verfolgt werden. Ausser zahlreichen kürzeren Ästen entsandte die letztgenannte Primärwurzel zwei Seitenwurzeln von 18 bzw. 22 cm Länge (Spitzentiefe 2 bzw. 5 cm). Beide erwähnte Individuen waren auch mit mehreren *Nebenwurzeln* versehen, von denen die längsten 12–30 cm lang und 0–4 cm tief endigend gefunden wurden. Ihre Verzweigungen waren 0.5–3.5 cm lang. Die zwei übrigen untersuchten Wurzelsysteme waren recht verschieden gebaut. Das eine bestand aus lauter Nebenwurzeln, die, 5–23 cm lang, nur 2–3 cm tief gingen und also horizontal gerichtet waren (ausserdem fanden sich einige junge schräg gerichtete Zugwurzeln). Das zweite Wurzelsystem (Abb. 12) hatte ausser einigen kürzeren (6–15 cm), sehr flach (0–2 cm) streichenden Nebenwurzeln, die aus den jüngeren Teilen des verzweigten Rhizoms ausgingen, eine starke, 21 cm lange, nur 2.5 cm tief gehende Horizontalwurzel sowie eine Vertikalwurzel, die in einer Tiefe von 34 abbrach und nicht weiter verfolgt werden konnte. Von diesen zwei Wurzeln war es nicht möglich zu entschei-



Abb. 12. Herbariumprobe eines *Trifolium pratense*-Individuums von der *Narduswiese*. Die Tiefwurzel verlief in der Natur ihrer ganzen Länge nach geradeaus abwärts. $\frac{1}{4}$ nat. Gr.

den, ob ihre Ansatzstelle ober- oder unterhalb des Wurzelhalses gelegen war und ob sie also als Seiten- oder Nebenwurzeln aufzufassen wären. Die lange Vertikalwurzel machte jedenfalls den Eindruck einer Ersatz-Hauptwurzel. Warum aber diese Wurzel so pfahlwurzelartig auf der Narduswiese ausgebildet war, wo die Wurzelsysteme des Rotklees sonst aus lauter Flachwurzeln bestehend gefunden wurden, konnte nicht enträtselt werden. Die Verzweigung dieser senkrechten Wurzel war auffallend spärlich. Bei den Nebenwurzeln im allgemeinen waren aber Wurzeläste II Ordn. reichlich vorhanden; ihre Länge betrug 0.5–4 cm. Wurzeln III Ordn. waren weniger zu finden, Wurzeln IV Ordn. meistens sehr wenig. Wurzelknöllchen haben sich im relativ sauren Nardusboden auffallend spärlich gebildet. Die Breite der \pm symmetrisch ausgebildeten Wurzelsysteme wurde auf 30–40 cm geschätzt.

Alchemillawiese. (4 Individuen eingehend, etwa 15 weniger genau untersucht, dazu noch einige Jungpflanzen.) Nur in drei Fällen liess sich eine \pm persistierende *Primärwurzel* bei einer fertilen Pflanze mit Sicherheit feststellen. In einem Falle — bei einem nach dem Rhizombau zu urteilen noch relativ jungen Individuum — war die starke Hauptwurzel seitwärts abgebogen, so dass sie in einer Tiefe von 4–5 cm fast waagrecht lag; leider brach diese Wurzel beim unvorsichtigen Freilegen in ihrem Spitzenteil ab,



Abb. 13. Herbariumexemplar von *Trifolium pratense* mit gegabelter (?) Hauptwurzel und einigen recht schwachen Nebenwurzeln. Die meisten Wurzelspitzen abgebrochen. Alchemillawiese. $\frac{1}{3}$ nat. Gr.

so dass ihre Gesamtlänge und Spitzentiefe also nicht ermittelt werden konnten. Bei einer anderen sorgfältig herauspräparierten Pflanze (Abb. 13) gabelte sich der basale, etwa 1.5 cm lange, 3.5 mm dicke senkrechte Hauptwurzelteil in zwei gleichwertige, am Grunde 2 mm dicke Verästelungen, von welchen die eine nicht weniger als 35 cm lang war und mit einer Spitzentiefe von nur 5 cm endigte, die zweite mit ihren Verästelungen eine Gesamtlänge von 17 bzw. 19 cm und eine Spitzentiefe von 9 bzw. 14 cm erreichte; die Verzweigung setzte sich bis zur V Ordn. fort. Die langen Hauptäste waren wahrscheinlich Seitenwurzeln, die sich infolge der frühzeitigen Verkümmern der Primärwurzelspitze kräftig entwickelt hatten und hier nun gewissermassen eine Wurzel I Ordn. vertraten. Ein dritter Fall, wo auch noch die Primärwurzel zum grössten Teil erhalten war, erinnerte in gewissem Masse an den eben geschilderten.

Wie schon oben S. 71 dargelegt wurde, ist bei den meisten Individuen des Rotklee auf der Alchemillawiese von ihrer Primärwurzel nur noch ein kurzer, bis 6 mm dicker, teilweise vermorschter Stumpf übrig oder auch fehlt sie völlig. Weil sich die Seitenwurzeln



Abb. 14. Herbariumprobe eines *Trifolium pratense*-Individuums von der Alchemillawiese mit waagerechtem Hauptwurzelrest (↑) nebst Seitenwurzeln und kräftigen Nebenwurzeln. $\frac{1}{3}$ nat. Gr.



Abb. 15. Wurzelsystem eines *Trifolium pratense*-Individuums, bei welchem aus dem kurzen Reststück der Hauptwurzel zwei lange horizontale und eine kurze vertikale Seitenwurzel herauswachsen. Alchemillawiese. $\frac{1}{3}$ nat. Gr.

der Hauptwurzelbasis von den älteren Nebenwurzeln des Rhizoms meistens nur durch anatomische Untersuchung ihrer Ansatzstellen unterscheiden lassen (oft dürfte auch diese Methode versagen), werden sie in diesem Zusammenhang der Einfachheit halber nicht von den Nebenwurzeln getrennt, sondern zusammen mit diesen als Nebenwurzeln behandelt. Diese sind (Abb. 14 – 16) meistens \pm waagrecht, 5–27 cm lang (die Anzahl der längeren Wurzeln beläuft sich bis auf 10–15); ihre Spitzentiefe beträgt nur 0–4 cm. Einige richten sich jedoch mehr nach unten, selten sogar beinahe senkrecht abwärts; als Länge wurde bei diesen nicht-horizontalen Wurzeln 10–15 cm, als ihre Spitzentiefe 5–9 cm vermerkt. Die Breite des Wurzelsystems beläuft sich bei den meisten Individuen auf etwa



Abb. 16. Herbariumproben zweier Wurzelsysteme von *Trifolium pratense*, von der Alchemillawiese: a. mit kräftigen Seitenwurzeln des Hauptwurzelstumpfes (\uparrow) und noch schwachen Nebenwurzeln, b. mit einem einzigen Ast des kurzen Hauptwurzelrestes und zahlreichen, teilweise schon kräftigen Nebenwurzeln. Die Wurzeln wurden nicht bis zu ihren Spitzen herausgegraben. $\frac{1}{3}$ nat. Gr.

30–45 cm. Die Nebenwurzeln tragen 0.5–3 (7) cm lange Wurzeln II Ordn. im allgemeinen reichlich, oft auch reichlich Wurzeln III Ordn.; zuweilen wurden nicht wenige Wurzeln IV Ordn. vermerkt. Die Dicke der Nebenwurzeln ist je nach dem Alter recht verschieden: maximal beträgt sie 2 mm. Die Farbe ist bei den älteren Wurzeln schmutzig braun.

Ausser diesen langen Nebenwurzeln tragen besonders die jüngeren Rhizomteile kürzere, schräg in den Boden gerichtete Wurzeln (Zugwurzeln?), die schon auf S. 72 erwähnt wurden. Ihr Durchmesser erreicht zur Mitte des ersten Sommers 0.3–0.7 mm.

Wurzelknöllchen sind beim Rotklee der Alchemillawiese ziemlich spärlich vorhanden.

Vergleichendes. Nur auf der trocknen Antennariawiese ist der wilde Rotklee ein mehr oder weniger typischer Hauptwurzler, doch geht die Primärwurzel ziemlich seicht und ist nicht immer als eine Pfahlwurzel zu betrachten. Auf den Frischwiesen ist die Pflanze ein typischer Flachwurzler mit hauptsächlich \pm waagerechten Nebenwurzeln und meistens auch mit vom basalen Reststück der abgefaulten Primärwurzel ausgehenden horizontalen Seitenwurzeln. In gewissen Fällen ist die Primärwurzel indes wohl persistierend, und zwar, wie es scheint, am häufigsten auf der Narduswiese, findet sich aber dort nur in waagerechter, oberflächlicher Lage vor. Die Veränderlichkeit im Bau des Wurzelsystems ist auch auf demselben Standort ungewöhnlich gross.

Auf der Trockenwiese in Hattula¹ hatte ein junges steriles Individuum eine dünne vertikal gehende 59 cm lange Pfahlwurzel. Bei einem grossen Individuum mit 19 etwa 30–40 cm langen fertilen Trieben ging die wahrscheinlich als Hauptwurzel zu betrachtende zentrale Wurzel \pm senkrecht nach unten, der ganzen Länge nach ziemlich stark verzweigt, und erreichte eine Tiefe von 35 cm. Schon beim Wurzelhalse oder dicht unterhalb hatte sie 8 \pm kräftige Äste. Von diesen verlief einer steil schräg nach

¹ Es sei hervorgehoben, dass der Rotklee in Hattula wahrscheinlich zu den gebauten Formen des Rotklee gehört, mit längeren (30–40 cm) und mehr aufrechten Stengeln als auf der Vuorlahti-Wiese, wo nur die mehr niederliegende Wildform auftritt. Der Rotklee der Untersuchungsstellen in Hattula dürfte von den Zeiten herkommen, als hier Rotklee- und Timotheegras gebaut wurden.

unten bis 33 cm tief, fünf andere, 14–20 cm lange, dagegen ganz oberflächlich, eine Spitzentiefe von nur 0.5 cm erreichend; die siebente war 35 cm lang mit 10 cm tief gehender Spitze. Die achte sehr lange Seitenwurzel verhielt sich ganz merkwürdig: sie löste sich in einer Entfernung von 10–25 cm von ihrer Basis in mehrere kräftige Verästelungen auf, deren Spitzen meistens nur 0.5 cm tief lagen, obwohl die Länge von dem Wurzelhals gerechnet 30–60 cm betrug. Eine dieser Verästelungen erreichte jedoch eine Tiefe von 8 cm, und eine andere, die noch 40 cm weit vom Wurzelhalse nur 0.5 cm tief lag, bog ganz plötzlich direkt nach unten ab und endigte so (mit einer Gesamtlänge von 72 cm vom Wurzelhals gemessen) in einer Tiefe von 29 cm. — Das eventuelle Vorkommen von Nebenwurzeln wurde hier ebensowenig wie auf der Frischwiese in Hattula beachtet.

Auf der Frischwiese in Hattula hatte eines von den 6 untersuchten Individuen eine senkrechte Pfahlwurzel mit 23 cm, ein anderes mit 40 cm tief gehender Spitze (dieses zweite Individuum hatte eine 33 cm lange, nur 1 cm tief verlaufende Seitenwurzel). Bei den übrigen war das ganze Wurzelsystem, das aller Wahrscheinlichkeit nach von der Hauptwurzel noch einen basalen Reststück übrig besass, ganz horizontal, hauptsächlich in einer Tiefe von 0.5–2 cm liegend, also ganz wie auf der Alchemillawiese in Vuorlahti.

Bei TANSLEY und ADAMSON (1925, S. 207) finden wir die Angabe, dass der (wilde?) Rotklee auf kalkreichem Boden in England nur 15 cm tief wurzelt.

Die grosse Variabilität der Bewurzelungsweise beim Rotklee scheint den meisten Autoren, die das Wurzelsystem der betr. Pflanze untersucht haben, mehr oder weniger entgangen zu sein. Nur vereinzelte Angaben über Abweichungen vom gewöhnlichen Pfahlwurzelertyp haben wir in der Literatur gefunden.

So berichtet NOBBE (1868, S. 100) über in Versuchskästen kultivierte Rotkleepflanzen, bei welchen die Hauptwurzel im Winter abgestorben und durch Adventivwurzeln, die aus dem Stumpf hervorbrachen, ersetzt war; »in manchen Fällen waren auch diese zweijährigen Wurzelgebilde mehr oder minder tief abgestorben, und die im dritten Jahre geernteten Hauptwurzelstränge waren

wesentlich solche der dritten Ordnung». Das Absterben der Wurzeln war »ohne Zweifel dem Freistehen der Kästen über dem Boden zuzuschreiben». KRAUS berichtet (1895, S. 139) von seinen Rotkleekulturen: »Die Pfahlwurzel verlief entweder auf die ganze Grabtiefe (bis 40 cm) gerade abwärts oder sie war häufiger in verschiedener Tiefe, theilweise schon bei einigen Centimetern, vergabelt, wobei zwei oder mehr Aeste gerade oder schräg abwärts liefen.» Von KRAUS (l. c., S. 140) werden auch zahlreiche teils lange, horizontale, ganz oberflächlich gehende Wurzelfasern erwähnt, ebenso das Vorkommen von Adventivwurzeln. Das Absterben der Hauptwurzel ist in den Kulturen von SCHULZE (1914, S. 28) vorgekommen: »im 3. Jahr war ein starker Rückgang der Wurzeln festzustellen, wozu namentlich das vielfache Absterben der Hauptwurzel und der längeren Wurzeln überhaupt beigetragen hat». Auch hat SCHULZE beobachtet, dass die Wurzelmasse sich »hauptsächlich durch hochliegende Faserbildung» zu stärken und zu vermehren imstande ist.

Beobachtungen über bedeutende Unterschiede zwischen Rotkleewurzeln in lockerem und dichtem Boden hat BERKMANN (1911, S. 25–26) gemacht. Nach ihm haben die im lockeren Boden gewachsenen Pflanzen längere und dünnere Wurzeln, die im dichten Boden gewachsenen Pfahlwurzeln dagegen zeigen ein starkes Dickenwachstum und »zugleich ist hier die gleichmässige Entwicklung von Seitenwurzeln zurückgedrängt und in der Nähe der Bodenoberfläche reichlicher». »Die Neigung der Pfahlwurzel der im dichten Boden gewachsenen Kleepflanzen, besonders häufig zu gabeln, stellt gleichfalls eine Reaktion gegen das erschwerte Wachstum in vertikaler Richtung dar.» Die Pfahlwurzel ist aber auch bei diesen Pflanzen, wie man aus den Photographien BERKMANNs (1911, S. 27) ersehen kann, gut erhalten. Dasselbe lässt sich auch über die beiden von ERIKSSON (1925) unterschiedenen Wurzeltypen des Rotklees sagen: »wenig verzweigte» (s. Abb. S. 404 bei ERIKSSON l. c.) und »reich verzweigte» Wurzeln (Abb. S. 405), die ERIKSSON gewissermassen als Sorteneigenschaften betrachtet.

Es sei auch erwähnt, dass von VIRTANEN (1931) ein sehr oberflächliches Wurzelsystem des kultivierten Rotklees angegeben und abgebildet wird; es handelt sich hier um Rotkleeindividuen auf einem durch eine oberflächlich zugeführte Lehmschicht verbesser-

ten Torfmoorboden, wo die Kleewurzeln den zu sauren Torfboden meiden und folglich nur in der oberflächlichen Lehmschicht bzw. in den Lehmklümpchen wachsen.

Es scheint, als wäre es eine lohnende Aufgabe, die Wurzelverhältnisse sowohl des kultivierten als des wilden Rotklee eingehend und kausal zu untersuchen. Dabei wäre auch das eventuelle Vorkommen verschiedener Ökotypen in Betracht zu ziehen.

Vicia cracca L.

Vorkommen und Sprossgrösse. Narduswiese: stfq, pc—stpc; Alchemillawiese: stfq, pc. Länge der fertilen Stengel auf der Narduswiese 15–30 (35) cm, auf der Alchemillawiese 15–25 cm.

Narduswiese. (2 Rhizomsysteme mit einer Länge von 15 cm.) Das spärlich verzweigte, 1–1.5 mm dicke Wanderrhizom kriecht in einer Tiefe von 1–4 cm und hat nur Nebenwurzeln aufzuweisen. Diese sind relativ spärlich vorhanden. Fast durchweg sind es Flachwurzeln von 3–14 (22) cm Länge und 1–5 cm Spitzentiefe; einige (sogar eine 9 cm lange Wurzel) sind mehr oder weniger aufwärts gerichtet und erreichen dadurch sogar die Bodenoberfläche (Spitzentiefe 0 cm). Nur eine senkwurzelartige Tiefwurzel wurde angetroffen (keine Hauptwurzel) und zwar erreichte sie eine Länge von 32 cm und eine Spitzentiefe von 26 cm; sie verlief zuerst flach schräg, später aber ganz vertikal. Die Verzweigung ist ziemlich schwach: Wurzeln II Ordn., mit einer Länge von 0.5–2.5 (4) cm, sind meistens recht spärlich vorhanden; Wurzeln III Ordn. trifft man wenig an. Dicke der Wurzeln etwa wie auf der Alchemillawiese. Die Wurzelfarbe ist gelblich bräunlich.

Alchemillawiese. (2 Rhizomsysteme, 15 bzw. 32 cm lang.) Die Nebenwurzeln des in einer Tiefe von 2–4 (5) cm liegenden, 1.2–1.5 mm starken Ausläuferrhizoms stellen hauptsächlich Flachwurzeln dar. Sie sind 2–11 cm lang und dringen 0–6 cm tief; einige richten sich \pm nach oben. Die beiden untersuchten Rhizomsysteme hatten je eine senkwurzelartige Tiefwurzel von 16 bzw. 33 cm Länge und 12 bzw. 25 cm Spitzentiefe. Wurzeln II Ordn. sind etwas spärlicher als auf der Narduswiese vorhanden (ihre Länge 0.5–2 cm, einmal 6 cm), ebenso die Wurzeläste III Ordn. Als Durchmesser der Nebenwurzeln wurde

0.4–0.75 mm (die Tiefwurzeln stets dick), als Dicke der Wurzeln II Ordn. 0.32–0.48 mm gemessen. Farbe wie auf der Narduswiese.

Vergleichendes. Wesentliche Unterschiede zwischen den beiden Frischwiesen sind kaum vorhanden. Die Wurzelverästelung war jedoch bei den Individuen der Alchemillawiese etwas schwächer als bei denjenigen der Narduswiese.

Vicia sepium L.

Vorkommen und Sprossgrösse. Nur auf der Alchemillawiese selten und spärlich angetroffen. Fertile Stengel 20–35 cm lang.

Alchemillawiese. (2 Rhizome, 10 bzw. 23 cm lang.) (Abb. 17.) Die nur spärlich verzweigten, etwa 1.5 mm dicken, fast weissen Ausläufer kriechen nur 0.5–2 cm tief, also flacher als bei *Vicia cracca*, was schon IRMISCH (1859, S. 63) hervorgehoben hat. Ebenso wie bei dieser Art, finden wir auch bei *V. sepium* sowohl Flach- als Tiefwurzeln. Die Flachwurzeln wurden 5–23 cm lang (eine Länge von 17–23 cm hatten mehrere Wurzeln aufzuweisen)

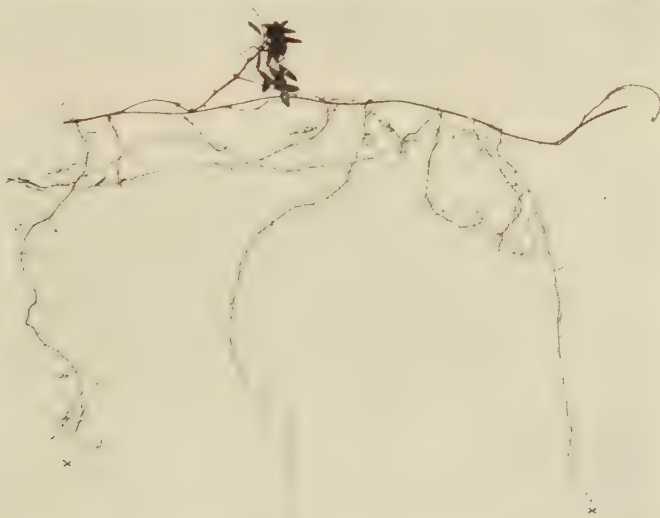


Abb. 17. Wurzelsystem von *Vicia sepium* von der Alchemillawiese. Herbariumprobe, $\frac{1}{3}$ nat. Gr.

und nur 1–5 cm tief gehend gefunden. Die Tiefwurzeln, deren es hier 3 bzw. 1 gab, konnten bis zu einer Länge von 19–25 bzw. 38 cm und 14–19 bzw. 24 cm tief verfolgt werden. Einige verliefen anfangs seicht, um erst später eine vertikale Richtung einzunehmen. Wegen der Sprödigkeit der apikalen Teile wurde die äusserste Spitze leider nicht erreicht, so dass die Spitzentiefe unermittelt bleiben musste; wahrscheinlich überstreigt sie im allgemeinen nicht 30 cm. Die Wurzelverästelung ist reichlicher als bei *V. cracca*; die Wurzeln II Ordn. sind 0.5–3.5 (9) cm lang, Äste III Ordn. sind ziemlich häufig vertreten. Bakterienknöllchen wurden nur in geringen Wurzeltiefen wahrgenommen. Wie schon IRMISCH (1859, S. 63) bemerkt, sind die Wurzeln von *V. sepium* zarter als diejenigen von *V. cracca*. Der Durchmesser beträgt 0.35–0.55 mm (bei den Tiefwurzeln kaum mehr als bei den gröberen Flachwurzeln), derjenige der Wurzeln II Ordn. 0.25–0.35 mm. Die Wurzelfarbe ist graugelblich.

Lathyrus pratensis L.

Vorkommen und Sprossgrösse. Narduswiese: st fq, pc; Alchemillawiese: fq, pc – st pc. Länge der fertilen Stengel auf der Narduswiese 15–25 cm, auf der Alchemillawiese 15–30 (35) cm.

Narduswiese. (2 Rhizomsysteme von 13 bzw. 30 cm Länge.) Ebenso wenig wie bei den *Vicia*-Arten wurde hier eine Primärwurzel angetroffen, offenbar weil die untersuchten Rhizomsysteme alle vegetativ entstanden waren. Die Nebenwurzeln des nur spärlich verzweigten, 1.2–1.8 mm dicken, 1–4 cm tief kriechenden Ausläuferrhizoms sind grösstenteils Flachwurzeln, die eine Länge von 2–14 cm und eine Spitzentiefe von 1–4 (5) cm aufweisen. Nur beim längeren der untersuchten Rhizome wurde eine Tief- (Senk-) Wurzel angetroffen; in einer Tiefe von 28 cm, wo sie leider abbrach und also nicht weiter verfolgt werden konnte, hatte sie eine Länge von 31 cm erreicht, war also fast vertikal gegangen. Wurzeln II Ordn., 0.5–3 (4) cm lang, sind teils recht reichlich, teils nur spärlich vorhanden; Wurzeln III Ordn. meistens fehlend. Bei der Tiefwurzel waren die Verzweigungen in den mittleren Teilen der Wurzel verhältnismässig zahlreich. Wurzelknöllchen wurden nur in seichten Bodenschichten angetrof-

fen. Die Dicke der Wurzeln beträgt 0.40–0.65, bei den Tiefwurzeln bis 0.85 mm, der Durchmesser der Wurzeln II Ordn. 0.20–0.45 mm. Apikalwärts sind die Nebenwurzeln dicker als an ihrer Basis. Die Farbe der Wurzeln auf den beiden Wiesen ist schmutzig grau.

Alchemillawiese. (2 Rhizomsysteme von 20 bzw. 25 cm Länge.) Das 1.3–1.8 mm dicke Rhizom verläuft 2–4 cm tief und hat sowohl Flach- als auch mehrere Tiefwurzeln. Die Flachwurzeln sind 6–20 cm lang und erreichen eine Spitzentiefe von nur 1–3 cm. Die senkwurzelartigen Tiefwurzeln konnten leider nicht bis zur Spitze verfolgt werden; die grössten erreichten Tiefen waren 23 bzw. 25 cm mit einer Gesamtlänge der Wurzeln von 31 bzw. 24 cm; es ist nicht ausgeschlossen, dass die Spitzentiefe nicht selten bis 30–35 cm steigt. Wurzeln II Ordn. sind bei den Flachwurzeln meistens spärlich, bei den Tiefwurzeln dagegen \pm reichlich vertreten; Wurzeln III Ordn. wurden nur sehr selten vermerkt. Länge der Wurzeln II Ordn. 0.5–2 (4) cm. Bakterienknöllchen wie auf der Narduswiese. Durchmesserwerte ganz dieselben wie auf der Narduswiese.

Vergleichendes. Als Unterschied zwischen den verschiedenen Standorten wurde nur eine spärlichere Verästelung der Flachwurzeln auf der Alchemillawiese beobachtet.

Linum catharticum L.

Vorkommen und Sprossgrösse. Antennaria- und Narduswiesen: rr, pcc; Alchemillawiese: r–st fq, pc. Die Stengellänge der untersuchten Individuen betrug auf der Narduswiese 9–10 cm, auf der Alchemillawiese 10–14 cm; dazu kommt noch ein ganz kurzer (etwa 0.5 cm) basaler Teil, der unvermerkt in die oberirdische Wurzel übergeht und für sämtliche Stengel eines Individuums gemeinsam ist. Die Stengelzahl beträgt 1–5. Die Pflanze ist teils bienn, teils ist sie aber lieber als herbstannuell zu bezeichnen.

Narduswiese. (2 Indiv.) Die Primärwurzel ist teils ober-, teils unterirdisch. Ihr 1–1.5 cm langer \pm niederliegender und gekrümmter oberirdischer Teil, der sich in der Moosschicht befindet, ähnelt äusserlich der Stammbasis, ist aber auf Grund des Fehlens eines Markes als ein Wurzelteil zu betrachten. Der unterirdische Teil der Primärwurzel ist 4.5–5.5 cm lang, vertikal, aber in zahlreichen kleinen Biegungen in den Boden eindringend, so dass die

Spitzentiefe schliesslich nur etwa 4–5 cm ausmacht. Die Wurzeln II Ordn. sind 1.5–3.5 cm lang, ziemlich zahlreich vorhanden. Wurzeln III Ordn. sieht man in gleicher Reichlichkeit, Wurzeln IV Ordn. nur einige. Die Breite des Wurzelsystems beträgt etwa 7 cm. Wurzeldicke und -Farbe wie auf der Alchemillawiese.

Alchemillawiese. (5 Indiv.) Wie auf der Narduswiese besteht die Hauptwurzel aus einem 1–1.5 cm langen oberirdisch kriechenden Teil und einem in der Erde befindlichen. Dieser Teil der Primärwurzel hat eine Länge von 4.5–7.5 cm, aber infolge kleiner Biegungen eine etwas geringere Spitzentiefe, 4–7 cm. Wurzeln II Ordn. gibt es recht zahlreich, 2–5 cm lang, hauptsächlich waagrecht oder seicht nach unten gerichtet. Wurzeln III Ordn. findet man ziemlich reichlich, Wurzeln IV Ordn. sehr spärlich. Die Breite der Bewurzelung beträgt 7–10 cm. Die Hauptwurzel ist an der Basis 0.4–0.5 mm dick, weiter unten dagegen sehr dünn. Die Verzweigungen sind bis 0.2 mm dick. Die Wurzelfarbe ist grauweisslich.

Vergleichendes. Auf der Nardus- und der Alchemillawiese ist das Wurzelsystem sehr gleichartig beschaffen.

Auf grasreichem Kalkboden in England fand ANDERSON (1927, S. 94) als maximale Spitzentiefe 10 cm, also einen etwas höheren Wert als auf unseren Standorten.

Polygala amarellum Cr.

Vorkommen und Sprossgrösse. Nur auf der Alchemillawiese, r-stfq und pcc-pc. Die untersuchten Individuen hatten einen bis drei 12–15 cm lange Stengel.

Alchemillawiese. (6 Indiv.) Die Grenze zwischen Stamm und Wurzel ist bei *Polygala amarum* sehr undeutlich markiert. Unterhalb der Grundblattrosette setzt sich nämlich der Stamm in ein grünliches, unverzweigtes, 4–7 cm langes Gebilde fort, das in oder teilweise oberhalb der Moosschicht unter mannigfachen Biegungen fortkriecht, und an welchem sich nur mikroskopisch feststellen lässt, ob hier ein Stamm oder eine Wurzel vorliegt. Da hier das Mark fehlt, ist der betr. Teil hauptsächlich als zur Primärwurzel gehörig zu betrachten. Die oberirdisch kriechende Hauptwurzel geht unvermerkt in einen schwächlichen, unterirdischen Wurzelteil über. Dieser Teil der Primärwurzel kann \pm vertikal

gerichtet sein (2 Fälle) und hat dann eine Länge von nur 4–5 cm, oder sie verläuft sehr seicht schräg, teilweise sogar \pm waagrecht und ist dann länger, 6–9 cm, weist aber eine Spitzentiefe von nur 2–4 cm auf. Die Gesamtlänge der Primärwurzel ist auf 8–14 cm zu schätzen. Die Wurzeln II Ordn. sind nicht besonders zahlreich, dagegen verhältnismässig lang, 3–6 cm, ja ein horizontaler Zweig einer vertikalen Hauptwurzel war sogar 8 cm lang. Bei den seitwärts gerichteten Primärwurzeln sind diese Verzweigungen auch \pm einseitig und streben alle nach derselben Richtung h'n. Wurzeln III Ordn. sind nur spärlich vorhanden; auch sie sind relativ lang, einige bis 2.5 cm. Die Spitzen einiger Wurzelverzweigungen gehen tiefer als die Hauptwurzelspitze, so dass eine maximale Wurzeltiefe von 3–6 cm erreicht wird. Die basale Dicke der Hauptwurzel beträgt 0.6–0.75 mm, diejenige der Seitenwurzeln 0.2–0.4 mm. Die Wurzelfarbe ist grauweiss, jedoch mit braungelblicher Tönung.

Viola canina L. * *montana* (L.) Fr.

Vorkommen und Sprossgrösse. Antennariawiese: p, pcc; Nardus- und Alchemillawiese: fqg, pc. Die Pflanze ist fast stets 1stengelig. Die Stengellänge beträgt auf der Antennariawiese 3–6 cm, auf der Narduswiese 4–10 cm und auf der Alchemillawiese 5–15 cm.

Antennariawiese. (Einige Indiv. nach der »Schnellmethode« untersucht.) Es wurde nur festgestellt, dass die Primärwurzel hier als eine etwas kräftigere Zentralwurzel als auf den Frischwiesen ausgebildet ist, dass aber die Wurzeltiefe auf jeden Fall nicht viel grösser sein dürfte. Wurzelknospen (s. unten) wurden auch hier beobachtet. Die Nebenwurzeln waren nur 2–4 cm lang.

Narduswiese. (2 Indiv., ausserdem einige Wurzelwerke nur orientierend freigelegt.) Das eine genauer untersuchte Wurzelsystem bestand aus einer 17 cm langen Hauptwurzel, die in schräger Richtung nur 10 cm tief in den Boden drang, ferner aus 3 etwa 5–6 cm langen, sehr seicht gehenden Nebenwurzeln. Beim anderen Wurzelsystem (Abb. 18b) fehlte die Primärwurzel bis auf ein ganz kurzes Reststück völlig, am Wurzelhalse waren zwei lange Wurzelbildungen entstanden, an welchen sich auch bei anatomischer Untersuchung ihrer Ansatzstellen nicht mit absoluter Sicherheit entscheiden liess, ob sie Äste der Primärwurzel oder Nebenwurzeln

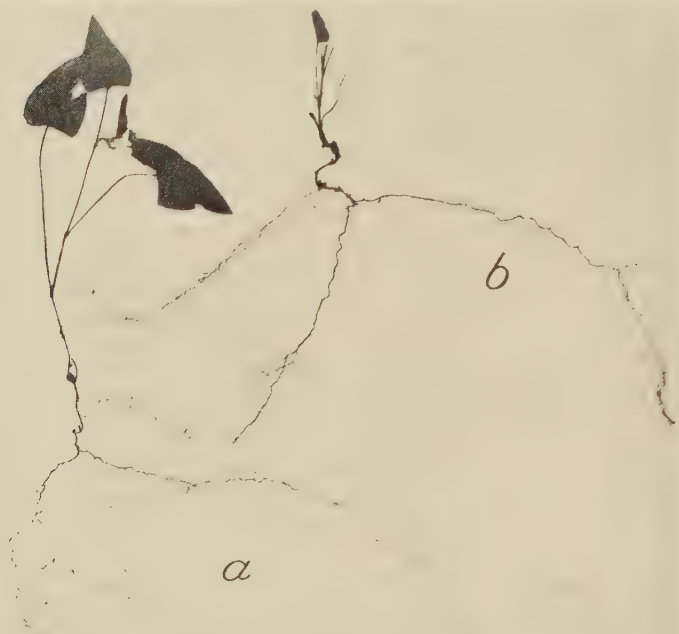


Abb. 18. Herbariumproben zweier Wurzelsysteme von *Viola canina*, von der Alchemillawiese (a) und der Narduswiese (b).
a. Haupt-, Seiten- und Nebenwurzelsystem, b. Neben-, ev. Seiten- und Nebenwurzelsystem. $\frac{1}{3}$ nat.Gr.

darstellten. Die an dem 3.5 cm langen, gekrümmten und verzweigten Rhizom nebst Hauptwurzelrest inserierten fünf 4–18 cm langen Wurzeln hatten eine Spitzentiefe von 1–12 cm (die längsten gingen am tiefsten). Die Breite des Wurzelsystems betrug 15–20 cm. Die heile Primärwurzel trug \pm zahlreiche, doch nur 0.5–4 cm lange Verzweigungen II Ordn.; auch Wurzeln III Ordn. waren zu finden. (Bei einigen anderen Primärwurzeln waren die Verzweigungen viel kräftiger und viel länger.) Die Nebenwurzeläste waren bis 5 cm lang, und die Verzweigung setzte sich in einigen Fällen bis zur IV Ordn. fort. Die Dickenverhältnisse dürften kaum von denjenigen auf der Alchemillawiese abweichen. Die Farbe ist weisslich braungrau. Wurzelknospen, die bei der Alchemillawiese beschrieben werden, sind häufig.

Alchemilla wiese. (2 Individ., ausserdem bei 8 Pflanzen das Rhizom- und Wurzelsystem orientierend untersucht.) (Abb. 18 a.) Der \perp dünne, \pm schräg, seltener ganz vertikal, 0–3 cm tief liegende, zuweilen verzweigte Wurzelstock geht ohne merkbare Grenze in die **Hauptwurzel** über, die in ihren basalen Teilen durch Adventivknospenbildung (nicht mit der Knospenbildung der Rhizome zu verwechseln) oft (bei älteren Individuen) ein \pm rhizomartiges Aussehen bekommen hat. Diese weisslichen Wurzelknospen, die sogar 3 cm unterhalb des Wurzelhalses, selten auch an der Basis der Seiten- und alten Nebenwurzeln entstehen und nur 1–1.5 mm in der Länge und 0.5–0.9 mm in der Breite messen, sind schon von CARL SCHIMPER (nach CASPARY 1873, S. 111) beobachtet worden. Sie kommen bis zu 10 Stücken häufig vor, dürften aber nur selten zu einer weiteren Entwicklung gelangen; winzige vertrocknete Knospenreste nimmt man oft wahr. Die Hauptwurzel dringt, meistens kleine Krümmungen bildend, vertikal oder schräg nach unten, und ist mit schwächeren oder kräftigen, sie selbst oft an Länge, zuweilen auch an Tiefe übertreffenden Seitenwurzeln versehen. So bestand das eine der genau freigelegten Wurzelsysteme aus einer vertikalen Hauptwurzel von 7 cm Länge und aus mehreren kurzen Seitenwurzeln, ausserdem aber aus 3 Seitenwurzeln von bzw. 11, 15 und 19 cm Länge mit maximaler Spitzentiefe von 8–11 cm. Bei der anderen Pflanze ging die Primärwurzel vertikal 13 cm tief und trug zahlreiche bis 5–7 cm lange Seitenwurzeln, dazu aber eine 23 cm lange Wurzelverzweigung (Spitzentiefe 12 cm), die 3 cm unterhalb des Wurzelhalses entstanden war. An Hand dieser zwei Individuen geschätzt wäre die äusserste Wurzeltiefe 11–13 cm. Wegen der oft auftretenden Asymmetrie des Wurzelgerüsts (vgl. Abb. 18 a) ist die Breite des Wurzelwerkes teilweise schwer bestimmbar. Bei den zwei untersuchten Pflanzen lässt sie sich auf 25–35 cm taxieren. Bei einigen anderen Individuen nahm die Hauptwurzel eine schräge, zuweilen beinahe horizontale Lage ein und bildete sogar grosse Krümmungen. Ausnahmsweise war sie, wahrscheinlich infolge Verletzungen, zum grössten Teil (in gewissen Fällen vielleicht gänzlich) abgefault, die basalen Seitenwurzeln waren dann besonders kräftig entwickelt. Die Wurzeltiefe war meistens niedriger als die oben angegebene. Die Rhizome der älteren Pflanzen treiben kurze, dünne, gewöhnlich nur 4–6 cm

lange Nebenwurzeln, die beinahe horizontal oder auch \pm schräg nach unten gehen und ziemlich schwach verzweigt sind. Im Juli sieht man neue solche Wurzeln im Entstehen, teilweise zwischen den früher gebildeten liegend. Die Anzahl dieser (vermutlich kontraktilen) Wurzeln (Zugwurzeln?) ist stets gering, was vielleicht darauf hindeutet, dass ältere jährlich durch neue ersetzt werden. Einige von ihnen entwickeln sich indessen als typische Ernährungswurzeln zu einer beträchtlicheren Länge und Dauer. — Die \pm reichliche Verzweigung der Hauptwurzel geht bis zur IV Ordn., ausnahmsweise bis zur V. Die Dicke der Hauptwurzel beträgt am Wurzelhalse 0.8–1.0 mm, die der grössten Verzweigungen etwa 0.4 mm, die der Nebenwurzeln 0.25–0.45 mm. Die Wurzelfarbe ist braungrau.

Vergleichendes. Die Wurzeltiefe dürfte auf den Antennaria- und Frischwiesen nicht sehr verschieden sein, die Ausbildung der Primärwurzel als führendes Zentralorgan des Wurzelsystems scheint aber auf der ersteren deutlicher zu sein.

Des Vergleiches halber wurde die Art auch in *Hattula* untersucht. Auf der *Trockenwiese* (1 Indiv.) war die Hauptwurzel 25 cm lang, senkrecht nach unten gerichtet; die ältesten Seitenwurzeln waren abgestorben, von den jüngeren war die längste 10 cm lang, waagerecht verlaufend. Das Rhizom hatte zwei Nebenwurzeln, die eine 2 cm, die andere 8.5 cm lang, fast waagerecht. Auf der *Frischwiese* (1 Indiv.) hatte die vertikal gestellte Hauptwurzel nur eine Länge von 12 cm, bildete aber 3 kräftige, 8, 10 und 14 cm lange, bogenförmig nach unten strebende Seitenwurzeln (grösste Spitzentiefe 14 cm).

Pimpinella saxifraga L.

Vorkommen und Sprossgrösse. Antennariawiese: fq, sp; Narduswiese: str, pcc; Alchemillawiese: rr, pcc, aber nur steril gesehen, in einer Siedlung der *Deschampsia flexuosa*-reichen Variante dieser Soziation aber fq und reichlich fertil und wurde hier untersucht. Auch wurde die Art auf einer Hainwiese, wo sie st fq und pc, aber fast ausschliesslich steril vorkommt, untersucht. Die Stengelhöhe betrug auf der Antennariawiese 25–50 cm, auf den übrigen Standorten ungefähr das gleiche. Die Individuen sind zumeist 1stengelig, doch auch 2–3stengelige sind nicht selten.

Obwohl der basale Teil des spindelförmigen Speicherorgans bei *Pimpinella saxifraga* ohne Zweifel eine Stammbildung darstellt,

wird hier unten in die Länge der Pfahlwurzel das gesamte Pfahlorgan miteinbezogen, weil die Grenzstelle zwischen Stammteil und Wurzelteil sich nicht genau feststellen lässt (vgl. REINKE 1871, S. 9). Nach dem Vorhandensein eines deutlichen Markes liess sich die Länge des Stammteiles der untersuchten Wurzeln auf der Antennariawiese auf 3–5 cm, auf der Narduswiese auf 2–8 cm, auf der *Deschampsia flexuosa*-Alchemillawiese auf 1.5–4 cm und auf der Hainwiese auf 1.5–6.5 cm bestimmen.

Antennariawiese. (13 Individ.) (Abb. 19 a.) Das aufrechte, nicht selten geringelte¹, am Halse faserschopfige weissliche Rhizom ist 4–10 mm dick (ebenso die Pfahlwurzel), meistens 1köpfig, zuweilen verzweigt und sogar 3köpfig. Es setzt sich fort in eine kräftige, in den allerältesten Teilen geringelte **Pfahlwurzel**, die anfangs ganz senkrecht, tiefer unten aber in kleinen Biegungen abwärts wächst. Eine der untersuchten Pfahlwurzeln verzweigte sich in ihrem basalen Teil in zwei gleichwertige, kräftige Hauptwurzeln. Die Gesamtlänge der Wurzeln I Ordn. beläuft sich auf je 74–100 cm, ihre Spitzentiefe auf 65–85 cm. Der Rhizomteil trägt oft einige kurze und dünne **Nebenwurzeln**.² Die Hauptwurzel ist ihrer ganzen Länge nach mit recht zahlreichen 0.5–3 cm langen, dünnen Seitenwurzeln versehen, die insbesondere bei der Pfahlwurzelbasis an winzigen Erhebungen oft zu kleinen Büscheln vereinigt sind. Dickere (0.4–1.5 mm) und längere (gewöhnlich 5–20 cm, einmal sogar 34 cm lang) Wurzeln II Ordn. trägt die Hauptwurzel besonders in ihren mittleren, bei 30–40 cm und tiefer liegenden Teilen; diese Verzweigungen wachsen zuerst \pm waagrecht, biegen dann aber bald nach unten ab. An diesen Seitenwurzeln sitzen in grosser Zahl sehr dünne, 0.5–10 cm lange Wurzeln

¹ Dass der geringelte Teil wirklich teilweise zum Stammteil des betr. Speicherorgans gehört, sieht man bei 2köpfigen Individuen mit zwei weisslichen, 1–2 cm langen, dicken, aufrechten Vergabelungen des unterirdischen Speicherorgans. Die Oberfläche dieser weisslichen Vergabelungen ist zuweilen sehr deutlich quengerunzelt. Auch diese Stammteile dürften also kontraktionsfähig sein.

² Bei einem Individuum, das in eine Sandgrube verschüttet worden war, waren bei der Pfahlwurzelbasis drei 6–7 cm lange Rhizombildungen (vielleicht als Adventivprosse zu deuten: s. WITTRICK 1884, S. 30) entstanden, die sich bis zur Oberfläche des Sandes erstreckten und mit ziemlich zahlreichen dünnen Nebenwurzeln versehen waren.



Abb. 19. Wurzelsysteme von *Pimpinella saxifraga*. a. Antennariawiese
b. *Deschampsia flexuosa* - Alchemillawiese. $\frac{1}{6}$ nat. Gr.

III Ordn., an diesen wieder zahlreiche kurze Wurzeln IV Ordn. Die dünnen Seitenwurzeln II Ordn. sind nur spärlich verzweigt; Wurzeln IV Ordn. fehlen völlig. Die Breite des Wurzelsystems ist aussergewöhnlich gering, nur 15–20 (25) cm. Die Wurzelfarbe ist bleich, gelblich.

Nardus wiese. (5 Individ.) Die 4–5 mm dicke Pfahlwurzel erreicht eine Länge von 28–60 cm und eine Spitzentiefe von 17–43 cm. Bei einigen Individuen bohrt sich die Pfahlwurzel eine Strecke weit in den Lehm Boden hinein, bei anderen biegt sie sich, an der Spitze in eine Anzahl Verzweigungen aufgelöst, waagrecht um und folgt so der Oberfläche der unter dem Sand liegenden Lehmschicht. Die Verzweigung der Primärwurzel ist sehr schwach (in einem Fall teilte sich die Hauptwurzel sofort am Grunde in zwei ziemlich gleichwertige Wurzeln). Die Wurzeln II Ordn. sind meistens 2–4 cm lang und so spärlich vorhanden, dass ihr gegenseitiger Abstand nicht selten 10 cm übersteigt. Wurzeln III Ordn. findet man sehr wenig. Die Breite des Wurzelsystems beläuft sich, wenn man von der horizontalen Lage der Pfahlwurzelspitze an der Grenze zwischen der Sand- und Lehmschicht absieht, auf nur 10 cm. Die Dicke der Pfahlwurzel ist an ihrer Basis ca. 4 mm, die der Wurzeln II Ordn. 0.3–0.7 mm. Die Farbe der Wurzeln ist hier wie auch an den folgenden Standorten graugelblich.

Deschampsia flexuosa – Alchemillawiese. (5 Individ.) (Abb. 19 b.) Die Länge der 3.5–8 (15) mm dicken Pfahlwurzel beträgt 35–40 cm, ihre Spitzentiefe 14 (7)–18 cm. Letztere richtet sich nach der Lage des festen Lehmgrundes, an dessen Oberfläche die Spitze der Wurzel sofort waagrecht abbiegt; in einem Falle richtete sich aber die Spitze in einer Tiefe von 15 cm bogenförmig 8 cm nach oben (s. Abb.). Der horizontale Wurzelteil ist meistens etwas länger als der vertikale. Wurzeln II Ordn. sind spärlich vorhanden, bei den meisten Individuen in den mittleren Teilen des vertikalen Wurzelabschnittes; teils sind sie dünn und \pm kurz, zum kleineren Teil dicker (0.7–2 mm) und länger (2–8 cm). Wurzeln III Ordn. sind sehr schwach vertreten. Der Rhizomteil trägt, ganz wie auf den anderen Standorten, vereinzelte kurze Nebenwurzeln.

Hainwiese. (2 sterile, \pm ausgewachsene Individ.) Als Länge der 2.5 bzw. 5 mm dicken Pfahlwurzeln wurde 31 bzw. 44 cm gefunden, als ihre Spitzentiefe 18 bzw. 36 cm. Die Hauptwurzel des

schwächeren Rhizoms verzweigte sich allerdings schon an ihrer Basis in zwei gleich dicke (1.7 mm), 29 bzw. 26 cm lange und in eine Tiefe von 18 und 16 eindringende Zweige. Wurzeln II Ordn. sind nur sehr spärlich vorhanden; es sind teils dünnere, teils dickere Wurzeln, beide von einer Länge bis 3 cm. Wurzeln III Ordn. fehlen fast völlig.

Vergleichendes. Das Wurzelsystem weist auf den verschiedenen Standorten eine sehr ungleiche Entwicklung auf. Auf der Antennariawiese ist die Pfahlwurzel in ihrer ganzen Länge vertikal, sehr tiefgehend und reich verästelt; auf der *Deschampsia flexuosa*-Alchemillawiese ist die Spitzentiefe erheblich geringer, der apikale Teil der Pfahlwurzel horizontal oder sogar ein wenig aufwärts gebogen und die Verzweigung schwächlich. Auf der Nardus- und der Hainwiese nehmen die *Pimpinella*-Wurzeln eine Mittelstellung ein, nähern sich jedoch viel mehr den Verhältnissen der *Deschampsia flexuosa*-Alchemillawiese als denjenigen der Antennariawiese.

Myosotis micrantha Pall.

Vorkommen und Sprossgrösse. Nur auf der Antennariawiese, r und pcc. Stengellänge 3–8 cm. Meistens nur 1stengelig.

Antennariawiese. (4 Indiv.) Die Hauptwurzel ist 5–8 cm lang und geht abwärts bis 4–6.5 cm tief. Die Breite des Wurzelsystems variiert von 4 bis 8 cm, indem die Wurzeln II Ordn., die in stumpfen Winkeln ausgehen, bei den verschiedenen Individuen in der Länge stark variieren; die längsten von ihnen erreichten 2.5–5 cm. Die nicht besonders reichliche Verzweigung geht teilweise bis zur IV Ordn. Der Durchmesser der Hauptwurzelbasis beträgt 0.35–0.45 mm, derjenige der Wurzeln II Ordn. 0.06–0.15 mm. Die Farbe der Wurzeln ist dunkel bräunlich.

Vergleichendes. VOLK (1930, S. 142; Abb. S. 141) gibt vom Dünenboden folgende Masse an: Wurzeltiefe 10–15 cm, seitliches Streichen der Wurzeln 3–6 cm; also etwas grössere Werte als für unsere Wiesenpflanzen gefunden wurden.

Prunella vulgaris L.

Vorkommen und Sprossgrösse. Antennariawiese: rr, nur steril und kümmernd; Narduswiese: r, pcc; Alchemillawiese: fqq, st pc – sp. Länge der fertilen Sprosse 4–15 cm.

Alchemilla wiese. (3 Indiv.) Aus den Knoten des oberflächlichen, 3–7 cm langen, verzweigten oder unverzweigten Rhizoms entspringen je 1–3 Nebenwurzeln, die seichter oder steiler in die Erde dringen, die meisten recht steil, einige vertikal. Die Länge der Wurzeln beträgt 4–15 (22) cm, die Spitzentiefe 2–12 (14) cm, die Breite des Wurzelwerkes 10–15 (20) cm. Wurzeln II Ordn. sind gewöhnlich zahlreich vorhanden, 0.5–3 cm lang. Wurzeln III Ordn. findet man zumeist ebenfalls, Wurzeln IV Ordn. wurden nur ein paar Stück beobachtet. Der Durchmesser der Wurzeln I Ordn. beträgt 0.4–1.0 mm, der Wurzeln II Ordn. 0.10–0.25 mm. Die Farbe ist gelblich grau.

Über die Entwicklung des Wurzelsystems während des Jugendstadiums siehe bei LINKOLA (1935, S. 31).

Vergleichendes. Das Wurzelsystem von *Prunella vulgaris* wurde auch in *Hattula* untersucht. Auf der *Trockenwiese* (2 Indiv.) waren die Nebenwurzeln 8–20 cm lang, höchstens 12 cm tief gehend. Auf der *Frischwiese* (1 Indiv.) waren sie 8–16 (19.5) cm lang und drangen 1.5–15 cm tief. Die Unterschiede sind also auf jeden Fall recht gering.

Nach den Angaben von METSÄVAINIO (1931, S. 299) zu schliessen ist die Wurzeltiefe auf unseren Wiesen grösser als im Walde und auf einem Quellenweissmoor. Auch sind die Wurzeln auf der Wiese etwas länger und mehr verzweigt.

Veronica verna L.

Vorkommen und Sprossgrösse. Nur auf der *Antennariawiese* vorkommend und zwar auch dort nur *r* und *pcc*. Stengellänge 4–10 cm. Die Pflanzen sind fast ausnahmslos 1stengelig, wahrscheinlich frühlingsephemär, aber schon Ende Juni gänzlich ausgetrocknet.

Antennariawiese. (8 Indiv.) Die Länge der Primärwurzel beträgt 4–7 cm, die Spitzentiefe 4–6 cm, die Breite des Wurzelsystems 5–6 (8) cm. Wurzeln II Ordn., von denen die ältesten eine Länge von 1.5–3 (5) cm erreichen, sind zahlreich vorhanden, ebenso Wurzeln III Ordn.; Verzweigungen IV Ordn. findet man nur spärlich. Die Hauptwurzelbasis ist 0.25–0.45 mm dick, der Durchmesser der Wurzeln II Ordn. beträgt 0.06–0.10 (0.15) mm. Wurzelfarbe gelblich bräunlich.

Veronica chamaedrys L.

Vorkommen und Sprossgrösse. Auf allen drei Wiesenstandorten p – st fq und pc, meistens steril. Länge der fertilen Sprosse 10–15 (20) cm, auf der Antennariawiese meist nur 7–10 cm.

Antennariawiese. (3 Indiv., nicht mit allen Wurzeln untersucht.) Das oberflächlich oder fast oberflächlich kriechende, ziemlich kurzgliedrige Rhizom entsendet aus einigen Knotenstellen recht zahlreiche nach unten (der Winkel meistens 70–75°) strebende Nebenwurzeln. Die Wurzellänge beträgt 5–13 cm, die Spitzentiefe 4–10 cm, die Breite des Wurzelsystems 10–15 cm. Wurzeln II Ordn., von 0.5–2.5 cm Länge, sind ziemlich reichlich, Wurzeln III Ordn. meistens ziemlich spärlich vorhanden; auch einige Wurzeln IV Ordn. wurden vermerkt. Der Durchmesser der Nebenwurzeln beträgt 0.3–0.6 mm, die Dicke der Wurzeln II Ordn. 0.1–0.2 mm. Die Farbe wurde als braungrau gelblich geschätzt.

Narduswiese. (2 Indiv. mit 13 bzw. 24 cm langem Rhizomteil.) Die Nebenwurzeln der in der Moosschicht kriechenden, recht langgliedrigen Ausläufer sind 5–13 cm lang mit einer Spitzentiefe von nur 0–3 cm; einige verhalten sich gewissermassen wie Tiefwurzeln, sind 9–11 cm lang und erreichen eine Tiefe von 5–7 cm. Die Horizontalausdehnung des Wurzelsystems kann man auf 20 cm schätzen. Wurzeln II Ordn., 0.5–1.5 (3) cm lang, sind ziemlich reichlich bis reichlich vorhanden, Wurzeln III Ordn. nur spärlich, meistens überhaupt nicht. Wurzeldicke ganz wie auf der Alchemillawiese.

Alchemillawiese. (3 Indiv. wie auf der Antennariawiese.) Aus dem ganz oberflächlich, sofort unterhalb der Moosschicht kriechenden, ziemlich langgliedrigen Wurzelstock entspringen die Wurzeln an den Knotenstellen, ganz vereinzelte zuweilen auch aus den Internodien. Die meisten Wurzeln sind 5–10 cm lange Flachwurzeln mit einer Spitzentiefe von 0–1 cm, höchstens 2 cm. Einige Wurzeln verhalten sich dagegen wie auf der Antennariawiese wie Tiefwurzeln, indem sie mehr oder weniger steil nach unten gerichtet sind; sie haben eine Länge von 7–9 cm und eine Spitzentiefe von 5–7 cm. Die Breite des Wurzelsystems beträgt etwa 20 cm. Wurzeln II Ordn. sind bei allen Wurzeln ziemlich reichlich vorhanden und erreichen eine Länge von 0.5–2.5 cm. Wurzeln III Ordn. trifft man viel weniger. Wurzeln IV Ordn. wurden nicht beobachtet.

Der Wurzeldurchmesser beträgt 0.2–0.3 mm, von den vertikalen Wurzeln wiesen jedoch einige eine beträchtlichere Dicke, bis 0.15 mm auf. Die Wurzeln II Ordn. sind 0.10–0.17 mm dick. Die Wurzelfarbe ist etwas bleicher als auf der Antennariawiese.

Vergleichendes. Nach den allerdings recht knappen Beobachtungen zu schliessen besteht das Wurzelsystem auf der trocknen Antennariawiese aus lauter nach unten strebenden Nebenwurzeln, auf den Nardus- und Alchemillawiesen dagegen aus tiefer verlaufenden Nebenwurzeln und aus typischen, sehr seicht gehenden Flachwurzeln. Die grösste Spitzentiefe ist auf der Antennariawiese nur wenig grösser als auf den Frischwiesen.

Aus den Beobachtungen auf der T r o c k e n w i e s e i n H a t t u l a geht hervor, dass flach verlaufende Wurzeln auch auf \pm trockenem Boden vorkommen können. Hier war nämlich (2 Indiv.) bei 5–16 (20) cm langen Wurzeln die Spitzentiefe 1–14 (15) cm; allerdings suchten sich die meisten Wurzeln in die Tiefe.

Veronica officinalis L.

Vorkommen und Sprossgrösse. Antennariawiese: rr, pcc; Narduswiese: r, pcc; Alchemillawiese: p–st fq, pc. Kriechsprosssysteme 20–25 cm lang, fertile wurzellose Sprosstheile 10–15 cm, sich nur einige cm von der Bodenoberfläche erhebend.

Antennariawiese. (2 Indiv.) (Abb. 20.) Die zu je 1–2 an den Knoten entspringenden Nebenwurzeln des oberirdischen Kriechstammes sind 6–32 cm lang, mit einer Spitzentiefe von 2–13 cm. Die meisten verlaufen \pm flach schräg, einige kürzere (6–9 cm) fast vertikal (Tiefgang höchstens 6 cm); die längsten, 20–32 cm langen Wurzeln, von welchen es mehrere gab, erreichen eine Höchsttiefe von 8–13 cm. Die Breite des Wurzelwerkes beträgt 30–40 cm. Wurzeln II Ordn., 0.5–3 (5) cm lang, sind reichlich vorhanden, ebenso Wurzeln III Ordn.; nur einige Wurzeln IV Ordn. wurden festgestellt. Die tiefer gehenden Wurzeln sind apikalwärts am reichlichsten verzweigt. Die Dicke der Wurzeln beträgt (0.4) 0.5–0.85 mm, die der II Ordn. 0.15–0.20 mm. Die Farbe ist schmutzig weisslich, etwas ins Braune spielend.

Alchemillawiese. (2 Indiv.) Die Wurzelverhältnisse weichen nicht viel von den oben angeführten ab. Die Wurzellänge



Abb. 20. Wurzelsystem von *Veronica officinalis* von der Antennariawiese. Herbariumprobe, $\frac{1}{3}$ nat. Gr.

beträgt 8–25 cm, die Spitzentiefe 2–11 cm (15 cm bei der längsten, 25 cm langen Wurzel). Richtung der Wurzeln wie auf der Antennariawiese; eine 9 cm lange, ganz vertikal gehende Wurzel wurde beobachtet. Breite des Wurzelsystems etwa 30 cm. Die Wurzeln II Ordn. sind 0.5–2.5 cm lang, entweder \pm reichlich (an den tiefer gehenden Wurzeln insbesondere apikalwärts) oder auch weniger reichlich auftretend; Wurzeln III Ordn. sind ebenfalls häufig, solche IV Ordn. sehr selten zu finden. Als Dicke der Wurzeln wurde (0.4) 0.55–0.85 mm gemessen, bei den Wurzelästen II Ordn. 0.14–0.17 mm. Farbe wie auf der Antennariawiese.

Vergleichendes. Es scheint als wären die langen Wurzeln auf der Antennariawiese etwas zahlreicher als auf der Alchemillawiese, ebenso die Verzweigung mehr oder weniger reichlicher und die Wurzeln im allgemeinen etwas dicker.

Galium uliginosum L.

Vorkommen und Sprossgrösse. Narduswiese rr, pcc; Alchemillawiese: fqq, st pc. Fertile Stengel 5–15 cm lang.

Alchemillawiese. (2 Sprosssysteme mit 13–15 cm langem Rhizomteil.) Das recht stark verästelte, nur 0.20–0.35 mm dicke Rhizom kriecht in der Moos- bzw. Förnaschicht fort und entsendet an jedem Knoten einige 1–5 cm lange Nebenwurzeln mit einer

Spitzentiefe von 0–1.5 (2) cm. Wurzeln II und III Ordn. sind reichlich bis ziemlich spärlich vorhanden; diejenigen der II Ordn. haben eine Länge von 0.1–1 (1.5) cm. Die Dicke der Nebenwurzeln beträgt 0.10–0.14 mm, die der Wurzeln II Ordn. 0.06–0.09 mm. Die Wurzelfarbe ist bleich gelblich.

Vergleichendes. Die von METSÄVAINIO (1931, S. 307) untersuchten Wurzeln von *Galium uliginosum* auf Moorstandorten waren 3–6 cm lang, 0–10 cm tief dringend, also tiefer als auf der Alchemillawiese. Offenbar waren die Moorindividuen von sehr kräftigem Wuchs, indem sowohl die Rhizom- als Wurzeldicke (0.5–1 bzw. 0.2 mm) beträchtlich grösser war als bei unseren Wiesenpflanzen.

Galium boreale L.

Vorkommen und Sprossgrösse. Antennariawiese: r, pcc; Narduswiese: str, pc; Alchemillawiese: st fq, st pc. Stets fleckenweise auftretend. Stengelhöhe 15–30 (40) cm, ein beträchtlicher Teil der Stengel steril.

Antennariawiese. (2 Sprosssysteme mit 20–40 cm langen Wurzelstöcken; ausserdem ein 70 cm langes Rhizom nebst Verzweigungen orientierungsweise freigelegt.) Das 0.6–1.0 mm dicke, spärlich verzweigte Ausläufferrhizom kriecht 1–4 (8) cm tief im Boden und bildet fast nur an den Gelenken Nebenwurzeln, zu einigen an jedem Knoten. Ihre Länge beträgt 6–18 cm, die Spitzentiefe 2–13 cm. Die Richtung der Wurzeln ist meistens schräg oder senkrecht nach unten (so sogar bei 10–14 cm langen Wurzeln), nur selten waagrecht (z.B. eine 12 cm lange Wurzel). Einige wenige von den tiefstverlaufenden Wurzeln sind deutlich gröber als die anderen und machen den Eindruck spezieller Senkwurzeln, obwohl die Spitzentiefe nicht grösser ist als bei einigen schmalen Wurzeln. Die Verzweigung ist \pm reichlich, am reichlichsten in den apikaleren Teilen der Nebenwurzeln, und zwar geht sie teilweise bis zur IV Ordn. Die Länge der Wurzeln II Ordn. beträgt 0.5–3.5 (4) cm. Die Nebenwurzeln sind 0.25–0.38 mm, die grössten sogar 0.70 (0.85) mm dick, die Wurzeln II Ordn. 0.11–0.18 mm (ein paar Äste der grössten Nebenwurzeln 0.30 mm). Wurzelfarbe gelbbraun bis graubraun.

Alchemillawiese. (2 Rhizomsysteme von 15–20 cm Länge.) Das Ausläufferrhizom liegt in einer Tiefe von 2–5 cm, die jüngsten Teile der Verästelungen sogar nur 0.5 cm tief. Die Neben-

wurzeln sind 4–22 cm lang, die meisten 4–10 cm, und erreichen im allgemeinen eine Spitzentiefe von nur 1–6 cm, nicht selten jedoch 7–9 cm; bei je einer, und zwar der grössten Wurzel der freigelegten zwei Rhizomsysteme war die Spitzentiefe jedoch 13 bzw. 16 cm (die Wurzellänge 14 bzw. 22 cm), so dass diese Wurzeln sich gewissermassen wie spezielle Tiefwurzeln verhielten, obwohl sie anfangs \pm waagrecht verliefen und nur allmählich eine senkrechte Richtung einnahmen. Mehrere der kürzeren Wurzeln verlaufen \pm horizontal, einige schräg aufwärts. Das über die Verzweigung auf der Antennariawiese gesagte dürfte auch hier Gültigkeit haben. Als Länge der Wurzeln II Ordn. wurde 0.5–4 cm gemessen, als Dicke der Nebenwurzeln 0.25–0.36 mm, bei den grössten bis 0.55 mm, als Durchmesser der Wurzeln II Ordn. 0.09–0.16 mm. Wurzelfarbe gelbbraun (Rhizomfarbe rötlich braun).

Vergleichendes. Nach den allerdings recht knappen Beobachtungen zu schliessen wäre die Richtung der Wurzeln auf der Antennariawiese mehr abwärts gehend und die Spitzentiefe der meisten Wurzeln einige cm grösser als auf der Alchemillawiese. Doch wurde auf der Alchemillawiese eine Tiefwurzel mit einer grösseren Tiefe als auf der Trockenwiese festgestellt. Ergänzende Beobachtungen sind noch vonnöten.

Galium verum L.

Vorkommen und Sprossgrösse. Nur auf der Antennariawiese, st fq und st pc. Stengellänge 15–35 cm.

Antennariawiese. (2 Indiv., ausserdem 3 weniger sorgfältig untersucht.) Das reichlich verzweigte, aus 0.5–2 mm dicken und bis 25 (30) cm langen Stammteilen bestehende Wanderrhizomsystem kriecht in einer Tiefe von 2–3 cm. Als führendes Zentralorgan des Wurzelsystems dient eine kräftige Hauptwurzel, ausserdem besitzt die Pflanze zahlreiche Nebenwurzeln. 1) Die Hauptwurzel ist recht dick (2–3 mm) und sehr lang, mit einer Länge von 95–125 cm. Sie strebt abwärts, teilweise jedoch unter grossen Krümmungen, so dass die Spitze nur eine Tiefe von 51–75 cm erreicht. Die Hauptwurzel trägt bei den genauer untersuchten Individuen hauptsächlich in ihrem basalen, 20 cm langen Teil ziemlich viele dünne, 2–5 cm lange Seitenwurzeln, ausserdem aber auch

einige gröbere, 0.5–1 mm dicke, 8–15 cm lange Wurzeln II Ordn., die tiefer im Boden seltener werden, weiter apikalwärts wieder bei einigen Individuen zahlreicher vorkommen. Zwei von den weniger genau herauspräparierten Hauptwurzeln trugen in einer Tiefe von 20–25 cm eine bzw. zwei kräftige Verästelungen, die andere auch einige weitere relativ starke Äste, beide aber im übrigen ziemlich zahlreiche, \pm schwache Verzweigungen, und zwar in gleichmässiger Verteilung ihrer ganzen Länge nach. Die größeren Verzweigungen führten bei der zweiten genau untersuchten Pflanze eine apikale Auflösung der Hauptwurzel in gleichwertige Verästelungen herbei. Sie wuchsen teilweise sehr flach schräg, in den äussersten Spitzenteilen sogar waagrecht. Alle Wurzeln II Ordn. sind mit ziemlich zahlreichen Wurzeln III Ordn., die grössten auch mit Wurzeln IV, ausnahmsweise V Ordn. versehen. 2) Die zahlreichen *Nebenwurzeln* wachsen aus den Knoten des Wanderrhizoms hervor. Sie sind dünn (0.2–0.5 mm), oft flach schräg gerichtet und erreichen eine Länge von 3–16 cm und eine Spitzentiefe von 2–10 cm. Diese Nebenwurzeln sind ihrer ganzen Länge nach reich verzweigt, mit 1–5 cm langen Verästelungen, von welchen nur die längeren einige Verzweigungen (III Ordn.) tragen. Ausnahmsweise sind die Nebenwurzeln beträchtlich länger. So hatte eines von den weniger sorgfältig herausgegrabenen Wurzelsystemen zwei 25 bzw. 30 cm lange Nebenwurzeln; ihre Spitzentiefe betrug jedoch nur 10 cm. Bei dem einen von den genauer untersuchten Individuen war eine Nebenwurzel, die in einer Entfernung von 12 cm von der Hauptwurzelbasis einem kräftigen Rhizom entspross, sehr kräftig entwickelt, gewissermassen eine zweite, *sekundäre Hauptwurzel* bzw. eine Senkwurzel darstellend. Sie war 1.2 mm dick, 55 cm lang und erreichte eine Spitzentiefe von 45 cm; die Verzweigungsverhältnisse waren wie bei den Hauptwurzeln. Hier haben wir also gewissermassen einen Fall von Dimorphismus der Nebenwurzeln bei einer Pflanze, die eine typische Hauptwurzel besitzt. Vorausgesetzt, dass die Primärwurzel aus irgendeinem Grunde abstirbt, dürfte die starke Nebenwurzel ihre Rolle übernehmen können (vgl. REGEL 1921, S. 64). — Die Farbe der Wurzeln ist bei *Galium verum* ziemlich dunkel braun.

Vergleichendes. Nach ANDERSON (1927, S. 104; Abb. S. 105) hat *Galium verum* auf grasreichem Kalkboden in England

eine bis 75 cm tief gehende Pfahlwurzel, die erst in den tieferen Bodenschichten verzweigt ist, so dass die Nahrungsaufnahme hauptsächlich in einer Tiefe von 38–60 cm stattfindet. Nebenwurzeln werden von ANDERSON nicht erwähnt, auch findet man sie nicht in ihrer Abbildung, die auch keine Wanderrhizome aufweist.

Knautia arvensis Duby

Vorkommen und Sprossgrösse. Antennariawiese: fqq, sp – st cp; Narduswiese: st r, pc; Alchemillawiese: r, pcc und fast nur steril. Stengellänge auf der Antennariawiese 20–55 (10–70) cm, auf der Narduswiese 30–55 cm, bei dem untersuchten fertilen Individuum der Alchemillawiese 45 cm. Stengelzahl pro Individuum meistens 1, auf der Antennariawiese jedoch nicht selten 2–3 (4).

Antennariawiese. (9 Indiv.) (Abb. 21 a.) Das \pm schrägestellte, niederliegende, zuweilen aufrechte, nicht selten teilweise oberflächliche, oft verzweigte (mehrköpfige) Rhizom hat eine Länge von 2–8 cm (ist also teilweise ausläuferartig ausgebildet) und setzt sich in eine typische grobe Pfahlwurzel fort. Der Wurzelhals, in einer Tiefenlage von sogar 5 cm, lässt sich zumeist leicht bestimmen. Nicht selten sprossen am Rhizom sofort oberhalb des Wurzelhalses (sogar in einer Bodentiefe von 4 cm beobachtet) Adventivknospen (vgl. SYLVÉN 1906, S. 58) aus, die eine sehr weissliche Farbe haben und an den basalsten Teilen des Rhizoms in einer Anzahl von beiläufig sogar 20 vorkommen können. Die kräftige Pfahlwurzel ist sehr lang, 90–155 cm, und verläuft, jedoch unter kleinen Krümmungen, abwärts, mit ihrer Spitze eine Tiefe von 80–103 cm erreichend. In einem Falle (Abb. 21 a) machte die Wurzel aus unbekannten Gründen (keine mechanischen Hindernisse standen ihr hier im Wege) eine grosse Krümmung, so dass sie bei einer Gesamtlänge von 155 cm eine Spitzentiefe von nur 82 cm erreichte. Die tiefstgehende (103 cm) Wurzel erreichte den Lehm Boden, der auf der Antennariawiese dem Sandboden unterlagert ist, und nahm hier dann plötzlich eine horizontale Richtung auf einer apikalen Strecke von 10 cm ein. Die älteren Pfahlwurzeln sind infolge anormalen Dickenwachstums¹ oft längsgespalten, mit abgeplatteten

¹ Die Mikroskopische Untersuchung mehrerer Schnitte durch verschiedenen alte Wurzeln zeigte, dass hier zufolge starker Krümmungen des anfangs einheitlichen Kambiumringes mehrere freistehende Kambiumringe entstehen.

oder rundlichen Teilwurzeln. Die Spalte beginnen gewöhnlich schon 1–2 cm unterhalb des Wurzelhalses, und die Wurzel erscheint dadurch auf einer Strecke von 6–20 cm aus 2 (4) mehr oder weniger freien Teilen zusammengesetzt. In einem Falle war die Wurzel vom Grunde an in vier 10–20 cm lange Teile zerfallen; jeder von diesen besass sein besonderes Rhizom mit Blattrosette. Die durch Spaltung entstandenen Wurzelstränge setzen sich noch als basal- und besonders apikalwärts wahrzunehmende Längserhebungen fort, die sich nach der Spitze zu allmählich verlieren. Solche



Abb. 21. Wurzelsysteme von *Knautia arvensis*. a. Antennariawiese (in naturgetreuer Lage gezeichnet), b. Narduswiese, c, d. Alchemillawiese.
 $\frac{1}{8}$ nat. Gr.

Längserhebungen können auch in den basalen Teilen der allerdicksten Seitenwurzeln vorkommen. Ausser ziemlich zahlreichen 1–8 cm langen, dünnen Wurzeln II Ordn., die in allen Teilen der Pfahlwurzel auftreten, haben die meisten Pfahlwurzeln (nicht aber diejenige der Abb. 21 a) einige (2–6) längere (10–25 cm), flach schräg nach unten gerichtete Seitenwurzeln, von denen die meisten in der apikalen Hälfte der Pfahlwurzel gelegen sind. Die dünneren Seitenwurzeln tragen noch Wurzeln III Ordn., die größeren solche sowohl III als IV Ordn. Die Breite des Wurzelsystems beträgt höchstens 40 cm. Die Dicke der Pfahlwurzel misst am Grunde 4–15 mm, die der größeren Seitenwurzeln 1–3 mm, der dünneren II Ordn. 0.3–0.8 mm. Die Farbe der Pfahlwurzel ist in den basalen Teilen dunkel graubraun, nach der Spitze zu blasser. Die Farbe der Seitenwurzeln variiert in gleicher Weise, ist aber etwas blasser als bei der Hauptwurzel.

Auch ein paar *N e b e n w u r z e l n*, kurz (2–3 cm) und \pm ohne Bedeutung, können auf den Rhizomteilen gelegentlich vorkommen. KJELLMAN (1901, S. 258) rechnet *Knautia arvensis* zu denjenigen Stauden, deren Wurzelsystem nicht nur aus einer kräftigen Hauptwurzel, sondern auch zu einem sehr wesentlichen Teil aus Nebenwurzeln besteht, die dem Hypokotyl und Epikotyl entspringen. Die von uns untersuchten Individuen gehören auf der Antennariawiese ebensowenig wie auf den anderen Wiesen zu diesem Staudentyp (vgl. auch SYLVÉN 1906, S. 59). Mit der Ansicht KJELLMANS steht aber im Einklang die Beobachtung KÄSTNERS (1920, S. 112), nach welcher das verästelte Rhizom von *Knautia arvensis* auf einer *Anthoxanthum*-Wiese mit vielen 0.5 mm dicken Faserwurzeln versehen war.

N a r d u s w i e s e. (5 Indiv.) (Abb. 21 b.) Sämtliche untersuchte, nur 1köpfige (eventuelle Rhizomzweige waren abgestorben) Rhizome hatten unter der dichten Moosschicht eine beinahe aufrechte Lage und erreichten eine Länge von 3–5 cm, so dass der Wurzelhals in einer Tiefe von 3–5 cm lag. Die Länge der *P f a h l w u r z e l* beträgt 18–28 cm, ihr Tiefgang 13–30 cm. Bei zwei Pfahlwurzeln hatte sich der Spitzenteil nach dem Erreichen der Lehmschicht (20–25 cm tief) längs deren Oberfläche, und zwar auf einer Strecke von ungef. 5 cm horizontal gerichtet. Sämtliche Pfahlwurzeln hatten Längsleisten aufzuweisen, Spaltung kam aber

nur bei einer (Abb. 21 b) vor. Die Verzweigung der Pfahlwurzel ist sehr spärlich. Die grosse Mehrzahl der Wurzeln II Ordn. ist dünn, 1–6 cm lang; dickere, 8–15 cm lange Seitenwurzeln gibt es gewöhnlich nur eine, die bogenförmig nach unten gekrümmt nicht weit von der Wurzelbasis ausgeht. Wurzeln III Ordn. sind nur spärlich vorhanden, etwas reichlicher jedoch an den gröberen Seitenwurzeln. Die Breite des Wurzelsystems beträgt nur 10–15 cm. Die Basal- dicke der Pfahlwurzel beläuft sich gewöhnlich auf 3–4 mm, in einem Falle auf 6 mm. Die gröberen Wurzeln II Ordn. sind 0.7–2 mm, die dünneren etwa 0.5 mm dick.

Unbedeutende Nebenwurzeln wurden auf der Nardus- wiese wie auch bei den Rhizomen der Alchemillawiese gelegent- lich beobachtet. Auch Adventivknospen des Rhizoms wurden wahr- genommen.

Alchemillawiese. (4 Indiv., von denen nur eines fertil.) Das Rhizom liegt meistens schräg. Die dünne, 7–30 cm lange Pfahlwurzel erreicht eine Spitzentiefe von nur 8–15 cm. Bei 3 Indi- viduen nahm die Hauptwurzel schon in einer Tiefe von 3–4 cm eine horizontale Lage ein (Abb. 21 c), beim vierten Individuum löste sich die Primärwurzel in zahlreiche kräftige Verzweigungen auf (Abb. 21 d), von welchen die längste bis 15 cm tief in den Boden drang. Die Längserhebungen sind ziemlich niedrig, Spaltungen wurden nicht beobachtet. Dicke, 6–20 cm lange Wurzeln II Ordn. hat die Haupt- wurzel einige (beim rechts stehenden Individuum der Abb. 21 c sind sie teilweise als Ersatz für die verletzte Hauptwurzelspitze entstan- den); viel zahlreicher sind jedoch die dünneren, nur 1–4 cm langen Wurzeln. Hauptsächlich nur die erstgenannten tragen Wurzeln III Ordn. Die Bewurzelungsbreite kann bis 30 cm erreichen. Als Basal- dicke der Hauptwurzel wurde 1–2.5 mm vermerkt.

Vergleichendes. Die Pfahlwurzel ist auf der Anten- nariawiese viel länger und viel tiefer gehend, zugleich auch bedeu- tend dicker als auf den anderen Wiesenstandorten. Auf der Nardus- und der Alchemillawiese kommt die relativ geringe Tiefe teilweise dadurch zustande, dass der Spitzenteil der Hauptwurzel sich hori- zontal legt. Dies geschieht auf der Narduswiese an der Grenze der Lehmschicht, auf der Alchemillawiese schon in der mull- reichen Bodenschicht. Die Verzweigung des Wurzelsystems ist

auf der Antennariawiese bedeutend reichlicher als anderswo; besonders auf der Narduswiese ist die Verästelung merkbar schwach.

Auf der Trockenwiese in Hattula (1 Indiv.) löste sich die dicke, vertikale Pfahlwurzel schon in einer Tiefe von 6 cm in 3 ungefähr gleichstarke, recht vielästige Verzweigungen auf, die in einem grossen Bogen seitwärts und bald abwärts strebten, die tiefstgehende eine Tiefe von 142 cm erreichend. Die Breite des Wurzelsystems betrug hier etwa 70 cm.

Campanula rotundifolia L.

Vorkommen und Sprossgrösse. Antennariawiese: st fq, st pc; Narduswiese: p, sp; Alchemillawiese rr, pcc. Auf der Antennariawiese oft in ziemlich grossen Rasen mit zahlreichen Stengeln auftretend. Länge der blühenden Stengel 15–25 cm.

Antennariawiese. (3 Indiv., ausserdem einige weitere Individuen flüchtig untersucht.) Das Rhizomsystem besteht bei Individuen mit typisch rasigem Wuchs aus dünnen, 3–6 cm langen, dem etwa 1 cm tief im Boden liegenden Pfahlwurzelhals entspringenden Ausläufern. Bei einigen Individuen findet man auch längere, bis 15 cm lange Ausläufer. Die 60–75 cm lange Pfahlwurzel dringt in verschiedenerlei Krümmungen nach unten vor, eine Tiefe von 50–60 cm erreichend. Wurzeln II Ordn. gibt es zweierlei: 1) 4–9 gröbere, etwa 8–20 cm lange, flach schräg nach unten gerichtete und 2) zahlreiche dünnere, nur 1–5 cm lange Seitenwurzeln. Jene tragen Wurzeln III Ordn. ziemlich reichlich, diese weniger. Wurzeln IV Ordn. sind nur an den gröberen Wurzeln II Ordn. zu finden. An den kurzen Ausläufern findet man spärliche, nur 1–2 cm messende, sogar nach oben gerichtete Nebenwurzeln, die nur selten verästelt sind. An den längeren Rhizomen sind die Nebenwurzeln viel zahlreicher und zwar nicht nur durch dünne, kurze Würzelchen, sondern auch durch einige kräftigere (bis 0.5 mm dick), 4–7 cm lange, abwärts verlaufende Wurzeln mit 0.5–2 (3) cm langen Ästen II Ordn. und sogar mit einigen kurzen III Ordn. vertreten. Die Breite des Wurzelsystems beträgt bei Pflanzen mit nur kurzen Ausläufern nicht mehr als etwa 20–25 cm. Die Basaldicke der Hauptwurzel ist 1.5–3 mm, die Dicke der gröberen Seitenwurzeln 0.3–0.5 mm; die feineren Seitenwurzeln sind sehr dünn. Die Wurzelfarbe ist gelblich schmutzig weiss.

Narduswiese. (2 Indiv.) Die Ausläufer gehen aus dem 3 cm tief im Boden liegenden Wurzelhals aus und erreichen eine Länge von 6–20 cm und eine Dicke von bis 1.5 mm. Die Länge der **Pfahlwurzel** beträgt 18–25 cm, ihre Spitzentiefe 20–22 cm. Sie verläuft — senkrecht nach unten, die Spitze biegt aber bei dem einen von den zwei Individuen an der Grenze zur Lehmschicht horizontal ab. Die Verzweigung der Pfahlwurzel ist sehr spärlich: nur hier und da sieht man ziemlich dicke, 2–3 cm lange Seitenwurzeln, die ihrerseits wiederum ein paar Wurzeln III Ordn. tragen können. Dagegen weisen die Ausläufer recht zahlreiche, 1–5 cm lange **Nebenwurzeln** auf, die in zahlreiche sehr kurze Wurzeln II und III Ordn. verzweigt sind. Die Horizontalausdehnung des Wurzelsystems kann, wegen der Länge der Ausläufer, sogar 30–40 cm erreichen. Die Dicke der Pfahlwurzelbasis beträgt 2–2.5 mm. Die Wurzelfarbe ist auf der Nardus- und der Alchemillawiese blass braun, nicht gelblich.

Alchemillawiese. (1 Indiv.) Das Rhizom besteht aus zwei 7 bzw. 15 cm langen, sehr dünnen Ausläufern (nur letzterer trägt eine Blattrosette), die vom Pfahlwurzelhals in einer Tiefe von 4 cm ausgehen. Die 1 mm dicke **Pfahlwurzel** ist nur 4 cm lang mit einer Spitzentiefe von 7.5 cm, die Spitze ist aber abgestorben, so dass die wirkliche Länge und Tiefe nicht zu ermitteln waren: aller Wahrscheinlichkeit nach war aber die Länge nicht gross. Wurzeln II Ordn. gibt es recht viel, doch nur eine von ihnen ist gröber, 3.5 cm lang, die übrigen messen nur ca. 1 cm. Wurzeln III Ordn. bemerkt man einige. Die Ausläufer tragen ziemlich zahlreiche **Nebenwurzeln**, von welchen die meisten 0.5–4 cm, zwei ± horizontal laufende aber 6–7 cm lang sind. Die Nebenwurzeln verzweigen sich in Wurzeln II und III Ordn.

Vergleichendes. Die Bewurzelungstiefe, ebenso wie auch die Verzweigung und relative Bedeutung der Pfahlwurzel als Ernährungs- und Befestigungsorgan sind auf der Antennariawiese viel grösser als auf den Nardus- und Alchemillawiesen. Auf der Alchemillawiese erscheint die Wurzeltiefe, ebenso auch die Bedeutung der Hauptwurzel im Vergleich zur Narduswiese geringer.

Nach REGEL (1921, S. 64) stirbt die Pfahlwurzel später ab, nach WARMING (1877, S. 86) und NILSSON (1885, S. 178) ist sie

dagegen bestehend. Unsere Beobachtungen stimmen mit den Angaben WARMINGS und NILSSONS überein.

WATERMAN (1919, S. 41) hat bei jungen Pflanzen ein waagerechtes Streichen des Wurzelwerkes längs des Randes einer Mergelschicht wahrgenommen.

Campanula patula L.

Vorkommen und Sprossgrösse. Auf der Alchemillawiese in ganz zerstreuten, 1stengeligen Individuen vorkommend, gelegentlich auch auf der Antennariawiese (als zwerghafte Indiv.) gesehen. Die Stengellänge der untersuchten Pflanzen betrug 30–50 cm.

Alchemillawiese. (4 Indiv.) Die Rosettenblattnarben aufweisende, niederliegende oder gekrümmte Stammbasis hat auf einer Strecke von 2–3 cm ein rhizomartiges Aussehen. Sie verschmälert sich scharf zu einem Wurzelsystem, das überraschend schwach ausgebildet und sehr oberflächlich gelegen ist. Die Hauptwurzel löst sich \perp plötzlich und \perp einseitig in einen \perp horizontal ausgebreiteten, wie abgeplatteten Wurzelbüschel auf, in welchem die Hauptwurzel selbst nur mit Schwierigkeit bis zur Spitze verfolgt werden kann; nur ein paar steil schräg nach unten gehende Verzweigungen wurden entdeckt. Die Wurzellänge beträgt 5–8 cm, die Tiefe der überwiegenden Mehrzahl der Wurzelverzweigungen 0–2 cm (mehrere kriechen in der Moosschicht), der mehr nach unten gerichteten höchstens 3–4.5 cm. Die Verzweigung setzt bis zur IV Ordn. fort; diese ist jedoch nur schwach vertreten. Die Breite des Wurzelsystems ist kaum grösser als 6–10 cm. Die Dicke der Wurzelbasis beim Wurzelhals beträgt 0.7–2 mm, verringert sich aber sehr schnell. Als Durchmesser der kräftigsten Verzweigungen wurde 0.4–0.7 (0.9) mm gefunden. Die Wurzelfarbe ist grauweisslich.

Auch Nebenwurzeln kommen vor, wenn auch nicht bei allen Individuen. Sie brechen an der Stengelbasis, gern bei den Blattnarben hervor, und verlaufen sehr seicht. Ihre Länge beträgt 2–5 cm. Verzweigungen (II Ordn.) sind ziemlich reichlich vorhanden, ihre Länge 1–1.5 (2) cm. Wurzeln III Ordn. findet man nur spärlich. Der Durchmesser der Nebenwurzeln beträgt 0.3–0.5 mm.

Vergleichendes. Auf der Frischwiese in Hattula wurde 1 Individuum untersucht. Die Hauptwurzel war

7 cm lang, verlief waagrecht in einer Tiefe von nur 1 cm und trug zahlreiche schwächliche Seitenwurzeln. Die Wurzeltiefe war noch geringer als auf der Alchemillawiese in Vuorlahti.

Antennaria dioeca Gaertn.

Vorkommen und Sprossgrösse. *Antennaria*- und *Nardus*-wiesen: fq-fqq, st cp-cp; Alchemillawiese: p, pc. Auf der *Antennaria*-wiese zuweilen in grossen Gruppen zu zahlreichen Sprossen auftretend. Die (Ende Juli) fruchttragenden Stengel sind 15–25 (30) cm hoch, auf der *Antennaria*-wiese 10–20 (25) cm lang. Die Stengel der männlichen Pflanzen bleiben kürzer.

Antennaria wiese. (12 Indiv., dazu noch einige Wurzeln von 16 Indiv. untersucht.) Das Wanderrhizom verläuft halb oberflächlich. Die meisten Nebenwurzeln entspringen in Gruppen zu 8–20 Stück aus den Rosettenpunkten des Rhizoms und sind 12–55 cm, meistens 30–50 cm lang, die meisten senkrecht nach unten gerichtet und eine Spitzentiefe von 12–50 cm, gewöhnlich 25–45 cm erreichend. Die Breite des Wurzelwerkes macht bei den mittelgrossen Sprossgruppen etwa 40 cm aus. Wurzeln II Ordn., 0.5–7 cm lang, trifft man am reichlichsten in den apikalen Teilen an. Wurzeln III Ordn. findet man sehr wenig, wie schon von FREIDENFELT (1902, S. 160) für die betr. Art angegeben worden ist. Die jungen Wurzeln, die man besonders unter den jüngsten Rosetten wahrnimmt und die 3–10 cm lang gefunden wurden, sind völlig unverzweigt. Der Durchmesser der Nebenwurzeln betrug in unserem Material 0.66–1.14 mm, die Dicke der Wurzeln II Ordn. 0.18–0.24 mm. Die Farbe der Wurzeln ist braun.

Nardus wiese. (4 Indiv., doch nur 5–10 Wurzeln pro Individuum untersucht.) Als Wurzellänge wurde 7–12 cm, als Spitzentiefe 2–10 cm gefunden. Das Wurzelsystem ähnelt stark demjenigen auf der Alchemillawiese, nur findet man keine ganz oberflächlichen, in der Moosschicht kriechenden Wurzeln, dagegen einige fast vertikale. Als Länge der Wurzeln II Ordn. wurde 0.5–2.5 (4) cm vermerkt; Wurzeln III Ordn. erwiesen sich als ziemlich häufig vorkommend. Als Wurzeldicke wurde 0.78–0.96 bzw. 0.12–0.18 mm gemessen. Die Wurzelfarbe wurde auf gelblich grau geschätzt.

Alchemillawiese. (2 sterile Indiv.) Die Nebenwurzeln-

zahl ist geringer als auf der Antennariawiese, ebenso die Wurzellänge, die nur 6–22 cm, meistens 9–12 cm ausmacht, wie auch die Spitzentiefe, nur 0–7 cm. Die geringe Wurzeltiefe kommt durch die waagerechte (viele Wurzeln wachsen in der Moosschicht) oder flach schräge Richtung der Wurzeln zustande; vertikale Wurzeln fehlen gänzlich. Die Breite des Wurzelsystems ist etwa 40 cm. Die Wurzeln II Ordn. sind 0.5–2 cm lang, kommen aber recht spärlich vor. Wurzeln III Ordn. sind sehr wenig vorhanden. Wurzeldicke 0.66–0.84 bzw. 0.12–0.18 mm. Farbe wie auf der Narduswiese.

Vergleichendes. Auf der Antennariawiese ist die Wurzeltiefe viel grösser als auf der Narduswiese, hier wieder grösser als auf der Alchemillawiese. Auf der Antennariawiese sind die meisten Wurzeln abwärts gerichtet, auf der Alchemillawiese gehen alle horizontal oder flach schräg. Die Wurzelverzweigungen sind auf der Antennariawiese am längsten, auf der Alchemillawiese am kürzesten.

Achillea millefolium L.

Vorkommen und Sprossgrösse. Antennariawiese: fqq, st cp; Narduswiese: fqq, sp – st cp; Alchemillawiese: fq, sp – st cp. Auf der Antennariawiese teilweise fertil, auf der Narduswiese selten blühend, auf der Alchemillawiese nur steril. Stengellänge auf der Antennariawiese 12–25 cm.

Antennariawiese. (19 Sprosssysteme, von diesen nur 4 fertil.) Das Wurzelsystem besteht aus verhältnismässig spärlichen Nebenwurzeln, die hauptsächlich an den Rosettenstellen des beinahe an der Bodenoberfläche kriechenden Rhizoms ausgehen. Die Wurzellänge beträgt 65–90 cm, die Spitzentiefe gewöhnlich 60–65 cm, maximal 75 cm. Einige Wurzeln wachsen senkrecht nach unten, andere zuerst 5–10 cm schräg seitwärts, dann fast vertikal. Die Breite des Wurzelsystems dürfte man auf 30 cm schätzen können. Wurzeln II Ordn., 1–5 cm lang, sind recht zahlreich, am reichlichsten in den apikalen Teilen der Nebenwurzeln vertreten. Wurzeln III Ordn. hat die Pflanze wenig, wie schon FREIDENFELT (1902, S. 160) angibt. Die Nebenwurzeldicke beträgt 0.3–0.5 mm, die Dicke der Wurzeln II Ordn. 0.15–0.22 mm. Die Farbe variiert von graubraun bis gelblich grau.

Narduswiese. (1 steriles »Indiv«, dazu noch ein anderes unvollständig ausgegraben.) Als Länge der älteren Wurzeln wurde 8–17 cm, als Spitzentiefe 3–8 cm festgestellt. Die meisten Wurzeln gehen sehr seicht, mit einer Spitzentiefe von 3–5 cm. Die Horizontalausdehnung des Wurzelsystems kann man auf etwa 30 cm schätzen. Wurzeln II Ordn. sind recht zahlreich, ihre Länge 0.5–2 cm; Wurzeln III Ordn. findet man ebenfalls. Die Wurzeldicke beträgt 0.42–0.54 bzw. 0.11–0.22 mm. Die Farbe ist bleich graubraun.

Alchemillawiese. (2 sterile Sprosssysteme.) Hier sind die Nebenwurzeln horizontal oder nur flach schräg, selten steiler gerichtet, mit einer Länge von 5–18 cm und einer Spitzentiefe von 2–5 cm, ausnahmsweise bis 10 cm. Die jüngsten Wurzeln sieht man gewöhnlich in der Moosschicht kriechen. Senkrecht nach unten gehende Wurzeln fehlen ganz. Die Breite des Wurzelsystems macht etwa 30 cm aus. Wurzeln II und III Ordn., erstere 0.5–1.5 cm lang, sind sehr spärlich vertreten. Die Wurzeldicke beträgt 0.25–0.50 bzw. 0.12–0.22 mm. Die Wurzelfarbe ist die gleiche wie auf der Narduswiese.

Vergleichendes. Die Wurzellänge und Bewurzelungstiefe ist auf der Antennariawiese unvergleichlich viel grösser als auf den Nardus- und Alchemillawiesen, wo die Wurzeln sehr seicht, teilweise waagrecht verlaufen.

Bei den von ANDERSON (1927, S. 98) auf grasreichem Kalkboden in England untersuchten Individuen betrug die maximale Wurzeltiefe 21 cm, die mittlere »Wirksamkeitstiefe« 5–11 cm. — Nach VOSS (1929, S. 192) ist das Wurzelsystem auf Sandboden weiter ausladend, ein grösseres Areal bearbeitend als auf einer guten Wiese, wo die Wurzeln nach ihm merkwürdigerweise »länger und dichter zusammengedrängt« sein sollen.

Chrysanthemum leucanthemum L.

Vorkommen und Sprossgrösse. Antennariawiese: st fq, pc; Narduswiese: fq, pc; Alchemillawiese: fqq, st pc – sp. Die Pflanze ist nur 1stengelig, auf den Antennaria- und Narduswiesen häufig, auf der Alchemillawiese seltener mit 2–3 Köpfchen. Stengellänge auf der Antennariawiese 20–35 (40) cm, auf den anderen Wiesen 25–45 (20–50) cm.

Antennariawiese. (7 Indiv.) Das Rhizomsystem mit seinen 2–4 mm dicken und ausnahmsweise bis 7 cm langen Stammteilen liegt ganz an der Oberfläche. Die ziemlich zahlreichen stamm-

bürtigen Wurzeln sprossen auf der Unterseite und an den beiden Flanken hervor. Diese Wurzeln sind 25–36 cm lang, ihre Spitzen liegen in einer Tiefe von 20–32 cm, meistens über 25 cm. Einige richteten sich abwärts, andere zuerst \pm seitwärts, bald aber ebenfalls \pm senkrecht nach unten. Die Breite des Wurzelwerkes beträgt 20–30 cm. Wurzeln II Ordn. von 2–10 cm Länge sind am reichlichsten apikal, auf einer Spitzenstrecke von 5–10 cm, vorhanden; die betr. Pflanzenart gehört ja auch nach FREIDENFELT (1902, S. 153) zu seinem *Silphium*-Typ, für welchen u.a. diese Eigenschaft auszeichnend ist. Wurzeln III Ordn. sind relativ spärlich vertreten. Die Nebenwurzelstärke betrug in unserem Material 0.54–1.02 mm, der Durchmesser der Wurzeln II Ordn. 0.20–0.30 mm. Die Wurzelfarbe ist bleich gelblich.

Narduswiese. (2 Individ.) Die Nebenwurzeln sind 7–22 cm lang mit einer Spitzentiefe von 1–13 cm. Unter den horizontalen Wurzeln sind sowohl kürzere als längere vertreten, unter den tiefgehenden hauptsächlich kürzere (die die grösste Tiefe, 13 cm, erreichende Wurzel hatte eine Länge von 15 cm). Die Breite der Bewurzelung macht etwa 30–40 cm aus. Wurzeln II Ordn., mit einer Länge von 0.5–4 (6) cm, sind näher zu den Spitzen reichlich vorhanden; Wurzeln III Ordn. waren recht spärlich zu sehen; auch einige IV Ordn. wurden entdeckt. Als Wurzelstärke wurde 0.50–0.96 bzw. 0.15–0.25 mm gemessen. Farbe ungefähr wie oben.

Alchemillawiese. (10 Individ.) Die nur 1–2 mm dicken Rhizome sind etwas spärlicher mit Wurzeln versehen als auf der Antennariawiese. Die Länge der Nebenwurzeln beträgt 6–31 cm, die Spitzentiefe 1–10 cm. Die längsten, 15–31 cm langen Wurzeln sind \pm waagrecht oder nur flach schräg gerichtet, mit einer Spitzentiefe von 1–10 cm; die kürzesten, nur 8–12 cm langen Wurzeln dagegen wachsen fast steil abwärts bis 7–10 cm tief. Die Breite des Wurzelsystems beträgt etwa 50 cm. Wie auf der Antennariawiese sind auch hier die Wurzeln II Ordn. hauptsächlich in den apikalen Teilen der Nebenwurzeln vorhanden; sie sind aber nur 0.5–2 cm lang. Wurzeln III Ordn. sind spärlich. Die Wurzelstärke beträgt 0.40–0.73 bzw. 0.15–0.22 mm. Farbe wie oben.

Über die Entwicklung des Wurzelsystems während des Jugendstadiums s. bei LINKOLA (1935, S. 33).

Vergleichendes. Auf der Antennariawiese gehen die

Wurzeln beträchtlich tiefer als auf den anderen untersuchten Wiesen, ebenso sind die Wurzelverzweigungen hier viel länger als auf der Narduswiese, dort wieder teilweise länger als auf der Alchemillawiese.

KÄSTNER (1920, S. 114 ff.) gibt an, dass *Chrysanthemum leucanthemum* auf einer *Anthoxanthum*-Wiese abwärts gerichtete, höchstens 12 cm lange Wurzeln besitzt, die erst unterhalb der »Graswurzelschicht« sich verzweigen. Also sehr grosse Unterschiede den von uns festgestellten Verhältnissen gegenüber. Noch mehr abweichend war die Gestaltung der Wurzeln nach KÄSTNER auf einer Anhäufung groben Schotters, wo die Pflanze ein kräftiges Hauptwurzelsystem nebst zahlreichen Folgewurzeln ausgebildet hatte.

Cirsium palustre (L.) Scop.

Vorkommen und Sprossgrösse. Nur auf der Alchemillawiese, wo die Art nur durch 5–6 Individuen vertreten wird; auf den Feuchtwiesen in der Nähe häufig. Die untersuchten Pflanzen waren 60–80 cm hoch, also recht niedrig.

Alchemillawiese. (Bei 2 Individ. zahlreiche Wurzeln vollständig, bei einigen anderen nur die basalen Teile freigelegt.) Die Primärwurzel ist bei den beiden genauer untersuchten und ebenso bei einigen anderen der Kontrolle wegen nachgeprüften Individuen nur als ein dickes, etwa 0.5–1.5 cm langes, etwas gekrümmtes, an der stumpfen Spitze verwesenes Reststück vorhanden, welches \pm abgestorben, bei einem Individuum aber noch frisch erhalten war. In der Literatur wird die Primärwurzel als persistierend angegeben (vgl. SYLVÉN 1906, S. 37), was für bienne oder trienne Individuen gelten mag, nicht aber für unsere pluriennen (LINKOLA 1935, S. 39) Pflanzen.

Das Wurzelsystem besteht also zumeist aus lauter Nebenzwurzeln (diese treten sehr frühzeitig auf; s. bei LINKOLA 1935, S. 38), die einen mächtigen Wurzelbüschel bilden, in welchem die meisten Wurzeln recht seicht, andere tiefer nach unten, einige \pm vertikal gehen; an dem frischen Reststück der Primärwurzel waren beim oben erwähnten Individuum jedoch auch einige Seitenwurzeln noch am Leben und funktionsfähig. Als Wurzellänge wurde 23–71 cm, als Spitzentiefe 3–25 cm gefunden. Die Breite

des Wurzelbüschels des schwächeren Individuums betrug mindestens 80 cm, die des kräftigeren möglicherweise sogar 120 cm (die längste Wurzel, 71 cm lang, bildete einen Halbkreis, wobei die laterale Spitzenentfernung 61 cm und die Spitzentiefe 8.5 cm ausmachten). Die Verästelung der Wurzeln ist recht variierend: bei einigen Nebenwurzeln kommen nur spärliche, hauptsächlich apikale Wurzeln II Ordn. vor, bei anderen reichlich nicht nur solche der II Ordn. (0.5–3 cm lang), sondern auch Wurzeln III Ordn.; auch einzelne aus der IV Ordn. wurden vermerkt. Die Dicke der Nebenwurzeln und der angetroffenen Seitenwurzeln der Primärwurzel beträgt 1.1–1.6 mm, die der Wurzeln II Ordn. 0.3 mm. Die Farbe ist schmutzig weisslich, ins Braune spielend.

METSÄVAINIO (1931, S. 310) hat vier Individuen auf einem braunmoorartigen Quellenweissmoor untersucht und gibt als Tiefe der Wurzeln 5–30 cm an, also ungefähr wie auf unserer Alchemillawiese. Er betrachtet das Wurzelgerüst als ein Hauptwurzelsystem; die Hauptwurzellänge betrüge nach ihm 2–7 cm.

Cirsium heterophyllum Hill

Vorkommen und Sprossgrösse. Auf der Alchemillawiese fleckenweise vorkommend, auf der Probefläche nur spärlich. Die Stengel sind sehr niedrig, nur (15) 25–50 cm hoch.

Alchemillawiese. (3 Indiv.) Die meisten Wurzeln entspriessen dem Rhizomteil dicht unterhalb der Luftsprosse und in deren Nähe, im allgemeinen nur wenige weiter auf dem horizontal kriechenden, 10–22 cm langen, 1–2.5 mm dicken, etwa 1 cm tief liegenden Ausläuferrhizom, das die Luftsprosse unterirdisch verbindet. Die Wurzeln sind 14–60 cm, gewöhnlich 25–35 cm lang mit einer Spitzentiefe von 2–30 cm. Die meisten haben eine flach schräge Richtung in der Erde, waagerechte wie auch vertikale Wurzeln sind wenig vorhanden. Die Bewurzelungsbreite kann 50 cm betragen. Die Verzweigung der Nebenwurzeln ist im allgemeinen spärlich. Die Seitenwurzeln II Ordn. sind 1–7 cm lang. Wurzeln III Ordn. wurden zumeist nur sehr spärlich beobachtet. Die Nebenwurzelstärke beträgt 0.7–1.4 mm, der Durchmesser der Wurzeln II Ordn. 0.2–0.3 mm. Die Farbe ist bleich braungelb.

Auf einer Torfbodenwiese hat METSÄVAINIO (1931, S. 310) als

Tiefe der Wurzeln gewöhnlich 5–10 cm gefunden. Die Verzweigung war spärlicher als auf unserer Alchemillawiese.

Centaurea phrygia L.

Vorkommen und Sprossgrösse. Antennariawiese: rr, pcc; Nardus- und Alchemillawiese: str-r, pcc. Stengelhöhe auf der Narduswiese 30–50 cm, auf der Alchemillawiese 35–60 cm. Meistens 1-, ausnahmsweise bis 4stengelige Individuen.

Narduswiese. (2 Indiv.) Das 1–2 cm tief liegende, dicke, im grösseren Alter verzweigte und unregelmässig verdickte Rhizom ist gebogen, horizontal bis aufrecht gelegen und entsendet 15–30 Nebenwurzeln, die selten \perp waagrecht, meist aber schräg, seltener steil nach unten verlaufen, eine Länge von 20–39 cm und eine Spitzentiefe von 1–19 cm erreichen. Mit gutem Grunde kann man annehmen, dass die maximale Wurzeltiefe nicht selten grösser ist, etwa bei 20–30 cm liegt. Die Breite des Wurzelsystems beträgt etwa 50 cm. Die Verzweigung ist ziemlich spärlich und geht nicht weiter als bis zur III Ordn. Die Wurzeln II Ordn. sind 0.5–4 cm lang. Die älteren Nebenwurzeln sind recht grob, 1–1.5 mm dick, die jüngsten viel dünner (sogar nur 0.4 mm); die Dicke der Wurzeln II Ordn. beträgt 0.25–0.35 mm. Die Farbe der jüngeren Wurzeln ist bleich graubraun, die der älteren dunkelbraun.

Alchemillawiese. (2 Indiv.) Die meisten Wurzeln verliefen hier in dem schweren lehmigen Untergrund und konnten, da sie äusserst leicht brachen, nicht bis zu den Wurzelspitzen verfolgt werden. Die in ihrer ganzen Länge blossgelegten Wurzeln hatten eine Länge von 18–31 cm und eine Spitzentiefe von 15–27 cm (hier waren es also keine Flachwurzeln!). Die freigelegten Teile der abgebrochenen Wurzeln waren 25–41 cm lang und drangen bis 19–30 cm tief. Die maximale Wurzeltiefe übersteigt also 30 cm, kaum aber viel. Die Breite des Wurzelsystems wurde auf 40–50 cm geschätzt. Verzweigung, Dicke und Farbe der Wurzeln wie auf der Narduswiese.

Vergleichendes. Die Wurzeltiefe wurde auf der Alchemillawiese beträchtlich grösser als auf der Narduswiese gefunden, dies dürfte aber kaum eine Regel sein.

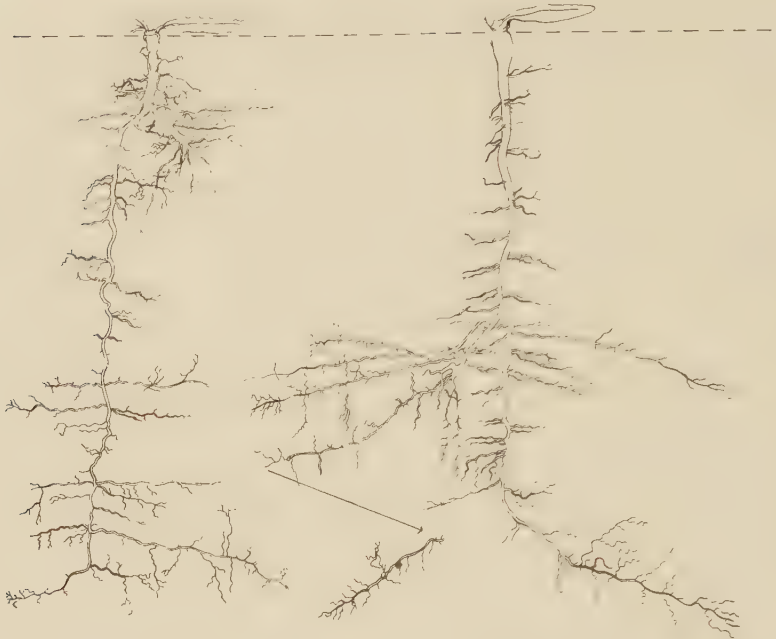


Abb. 22. Wurzelsysteme von *Hypochoeris maculata* von der Antennariawiese.
 $\frac{1}{8}$ nat. Gr.

Hypochoeris maculata L.

Vorkommen und Sprossgrösse. Antennariawiese: fqq, st cp; Narduswiese: p, sp; *Deschampsia flexuosa*–Alchemillawiese: r, pcc; Alchemillawiese II: rr, pcc; st fq auf Hainwiesen, wo das Wurzelsystem ebenfalls untersucht wurde. Stengelhöhe auf der Antennariawiese 25–55 cm, auf der Nardus- und Hainwiese 40–75 cm, bei den wenigen Individuen der Alchemillawiese II 35–50 cm. Die Stengel sind 1–2 (3)köpfig.

Antennariawiese. (2 Indiv., ausserdem zwei weniger detailliert untersucht.) (Abb. 22.) Bei den genau untersuchten Individuen hat die Pfahlwurzel¹, die unterhalb des kurzen Rhizomteiles 0.9–2 cm dick ist, eine Länge von 70–80 cm und wächst in unbedeutenden Biegungen senkrecht nach unten, um in einer Tiefe von

¹ Dass auch bei *Hypochoeris maculata* die Fähigkeit zur Nebenwurzelbildung vorhanden ist, zeigte ein in eine Sandgrube verschüttetes Individuum. Diesen 9 cm langer Rhizomteil hatte nämlich eine verzweigte Nebenwurzel von 6 cm Länge gebildet.



Abb. 23. Wurzelsysteme von *Hypochoeris maculata*. a. Narduswiese, b. Deschampsia flexuosa—Alchemillawiese, c. Hainwiese. $\frac{1}{8}$ nat. Gr.

50–60 cm eine nur leicht schräge oder fast horizontale Lage einzunehmen, so dass die Spitzentiefe nur 60–62 cm beträgt. Die Hauptwurzel der betr. Individuen gabelt sich in einer Tiefe von 8 bzw. 30 cm in zwei ungefähr gleich dicke Verzweigungen, von denen die zweite jedoch bald, nach einer Strecke von 5.5 bzw. 8.5 cm, wie abgebrochen endet und besonders hier an der Spitze zahlreiche Seitenwurzeln entsendet. Wurzeln II Ordn. sind auch anderswo an der Hauptwurzel reichlich vorhanden. Manche von ihnen sitzen in Gruppen zu 2 (3) auf kleinen Beulen der Hauptwurzel. In der oberen Hälfte der Hauptwurzel sind diese Seitenwurzeln gewöhnlich höchstens 6 cm lang, in der unteren Hälfte dagegen länger, die längsten sogar 25–30 cm lang und bis 2.5 mm (die kürzeren 0.4–1 mm) dick. Alle Wurzeln II Ordn., die aus dem vertikalen Teil der Pfahlwurzel ausgehen, sind \pm waagrecht, die des apikalen schrägen Teiles dagegen nach verschiedenen Richtungen hin ausgebreitet. Wurzeln III Ordn. tragen besonders die längeren Wurzeln II Ordn. in reichlicher Zahl; sie sind höchstens 7 cm lang. Auch Wurzeln IV Ordn. sind nicht ganz wenig vertreten. Die Breite des Wurzelsystems beträgt bei den untersuchten Individuen 30 bzw. 50 cm. — Die zwei weniger sorgfältig untersuchten Individuen haben eine Rhizomlänge von 3 cm (der Wurzelhals liegt also in einer Tiefe von 3 cm) und Wurzeln von 68 bzw. 80 cm Länge und 60 bzw. 70 cm Spitzentiefe. Die Pfahlwurzel ist typischer als bei den eben geschilderten ausgebildet. Sie trägt der ganzen Länge nach schwächliche Wurzel-

äste, und erst unterhalb einer Tiefe von 40 bzw. 35 cm 1–2 kräftige Verzweigungen, die allerdings die führende Stellung der Hauptwurzel nicht beeinträchtigen. — Die Farbe der Pfahlwurzel ist dunkelbraun, die der Seitenwurzeln gelblich und desto blasser, je dünner sie sind.

Nardus wiese. (2 Indiv., ausserdem 2 weitere Indiv. weniger sorgfältig herausgegraben.) (Abb. 23 a.) Die Hauptwurzel teilt sich bei den beiden detailliert untersuchten Wurzelsystemen schon 1–2 cm unterhalb der etwa 5 mm dicken Wurzelbasis in 2–3 \pm gleichdicke Verzweigungen, von denen einige schon nahe am Grunde wieder gegabelt sind. Die Länge der Hauptwurzelgabelungen, von dem Wurzelhals gerechnet, macht 16–50 cm, ihre Spitzentiefe 10–40 cm aus. Sie wachsen gewöhnlich in grossen bogenförmigen Krümmungen, seltener senkrecht nach unten, in den Spitzenteilen meistens eine \pm horizontale Richtung einnehmend. Nur eine Hauptwurzelspitze drang in den Lehm Boden, und zwar etwa 10 cm tief hinein. Wurzeln II Ordn. kommen ziemlich wenig vor und sind höchstens 9 cm lang; ihre Dicke beträgt 0.2–0.5 mm. Wurzeln III Ordn. sind selten. Die Breite des Wurzelsystems dürfte sich auf etwa 15–20 cm belaufen. Bei zwei anderen Individuen, die später zur Ergänzung herausgegraben wurden, stellten die Wurzelsysteme ziemlich typische Pfahlwurzeln dar (am Wurzelhals 6 mm dick). Diese bildeten zwar in einer Tiefe von 10, 23 und 26 cm bzw. 5 und 12 cm sehr kräftige Verästelungen, der Hauptwurzelstamm ging aber dadurch nicht verloren, sondern setzte sich \pm senkrecht nach unten fort. Die Spitzen beider Wurzeln drangen in den schweren Lehm hinein, doch nur die eine wurde bis zu Ende verfolgt; in einer Tiefe von beinahe 40 cm löste sie sich in kleine Verzweigungen auf. Als ihre Spitzentiefe wurde 42 cm geschätzt. Die Farbe der Hauptwurzel ist dunkelbraun, die der Seitenwurzeln ein wenig blasser. Gleiches gilt auch für die folgenden Standorte.

Deschampsia flexuosa-*Alchemilla* wiese. (5 Indiv.) (Abb. 23 b.) Auch hier zeigt die Hauptwurzel eine ausgesprochene Neigung, sich dicht unterhalb der Basis (deren Dicke etwa 8 mm) in kräftige Äste aufzuteilen. Von diesen Verzweigungen ist wenigstens eine den anderen an Dicke und Länge etwas überlegen. Ihre Länge beträgt 16–23 cm von der Vergabelungsstelle gemessen, die Dicke 5–6 mm, die Spitzentiefe 16–19 cm. Die übrigen Verzweigungen

sind 5–15 cm lang, ihre Spitzentiefe beträgt 8–16 cm. Wurzeln II Ordn., die eine Länge von 2–9 cm und eine Dicke von 0.2–0.6 mm erreichen, sind meistens nur spärlich vorhanden; die reiche Verzweigung, die die Abb. 23 b zeigt, dürfte eine Ausnahme sein. Wurzeln III Ordn. findet man ziemlich wenig. Die Breite des Wurzelsystems dürfte höchstens 20 cm betragen.

Alchemillawiese II. (1 Indiv.) Hier zeigte sich ein im grossen und ganzen ähnlicher, aber noch schwächlicherer Wurzelbau als auf der vorigen Wiese. Die Hauptwurzel gabelte sich am Wurzelhalse in 6 Verzweigungen von 1–8 cm Länge und 2–3 mm Dicke. Die meisten von diesen verliefen \pm waagrecht und hatten eine Spitzentiefe von 2–3 cm. Nur eine ging abwärts, 8 cm tief hinab. Die Äste der betr. Vergabelungen waren dünn, 2–8 (23) cm lang. Wurzeläste III Ordn. waren nicht wenig vorhanden.

Hainwiese. (3 Indiv.) (Abb. 23 c.) Die Hauptwurzel teilt sich unterhalb seiner 5–6 mm dicken Basis in zwei Verzweigungen, von welchen die eine länger ist. Die Wurzellänge von der Hauptwurzelbasis gerechnet betrug bei den untersuchten Individuen 14–21 cm; die kürzere Verzweigung hatte sogar eine Länge von nur 3–4 cm und war in zwei Fällen an der Spitze wie abgebrochen. Die Spitzentiefe macht 6–13 cm aus. Ist die längere Hauptwurzelgabelung \pm nach unten gerichtet, so wird die grösste Spitzentiefe von ihr erreicht; liegt sie \pm horizontal, so kann die kleinere Verzweigung tiefer gehen. Wurzeln II Ordn. sind sehr spärlich vorhanden und höchstens 5 cm lang. Wurzeln III Ordn. fehlen nicht ganz. Die Breite des Wurzelsystems kann sogar 20 cm betragen.

Vergleichendes. Auf der Antennariawiese ist das Wurzelsystem sehr kräftig ausgebildet: die Pfahlwurzel ist an der Basis sehr dick, dringt recht tief und treibt zahlreiche Seitenwurzeln. Auch auf der Narduswiese kann die Pfahlwurzel recht gut ausgebildet sein, aber in anderen Fällen stellt man eine viel schwächlichere Ausbildung fest: die Hauptwurzel ist dünner und kürzer und löst sich schon bald unterhalb der Basis in \pm gleichwertige Gabelungen auf, die in ihren Spitzenteilen häufig eine \pm waagrechte Lage einnehmen; die weitere Verzweigung ist recht spärlich. Noch schwächlicher ist das Wurzelsystem bei den Individuen der Alchemilla- und besonders der Hainwiese, wie die Abb. 23 b u. c ohne weiteres zur Schau bringen.

Leontodon hispidus L.

Vorkommen und Sprossgrösse. Auf allen drei Wiesen st r-r, pc. Stengelhöhe auf der Antennariawiese und Narduswiese (25) 30–45 cm, auf der Alchemillawiese (30) 35–50 cm. Die Rhizome mit 1 oder, wenn verzweigt, mit 2 Stengeln.

Antennariawiese. (2 Indiv.) Das ganz seicht liegende waagerechte oder leicht schräge, 1–3 cm lange und 3–6 mm dicke Rhizom hat 15–25 Nebenwurzeln, die zum grossen Teil in grösserer oder geringerer Tiefe abgebrochen (von Maikäferlarven abgeissen?) sind, so dass die Wurzellänge und -Tiefe nur mangelhaft bestimmt werden konnten. Als Länge der heilen Wurzeln wurde 9–40 cm gefunden, als Spitzentiefe meistens etwa 15 cm, bei einigen weniger (einmal nur 2 cm bei einer 18 cm langen Wurzel), bei einigen anderen bis 29–38 cm. Die Richtung der meisten Wurzeln verläuft in Winkeln von 40–90° abwärts. Die Horizontalerstreckung des Wurzelsystems beträgt etwa 30 cm. Die Verzweigung, die apikalwärts am reichlichsten ist, ist im allgemeinen \pm reichlich; Wurzeln III Ordn. sind nur ziemlich spärlich vorhanden. Die Länge der Wurzeln II Ordn. beträgt 0.5–2.5 (3.5) cm. Wurzelstärke 0.65–1.0 mm, die der Äste II Ordn. 0.18–0.29 mm. Wurzelfarbe gelblich weiss.

Narduswiese. (2 Indiv.) Das basalwärts waagerechte Rhizom der untersuchten Pflanzen hat eine Länge von 3–5 cm und eine Dicke von 2.5–4 mm. Es trägt Nebenwurzeln, die zum bedeutenden Teil mit schwarzen, also abgestorbenen (abgeissenen?) Enden gefunden wurden. Die heilen Wurzeln sind 10–37 cm lang und dringen bis 2–16 (23) cm, die meisten bis 3–9 cm tief. Die Wurzelrichtung ist im allgemeinen \pm flach schräg, ausnahmsweise waagerecht oder auch steil nach unten. Die Breite des Wurzelsystems wurde auf 35–40 cm festgestellt. Die Wurzeln II Ordn., 0.5–2.5 (4) cm lang, sind \pm reichlich vertreten, apikalwärts reichlicher als basalwärts; Wurzeln III Ordn. sieht man spärlicher, gelegentlich wurden auch solche IV Ordn. vermerkt. Als Wurzelstärke wurde 0.6–0.9 mm gefunden, bei den Wurzeln II Ordn. 0.19–0.30 mm. Die Farbe ist gelblich weiss, etwas ins Graue spielend.

Alchemillawiese. (2 Indiv.) (Abb. 24.) Hier waren nur einige wenige Wurzeln abgebrochen. Die 20–30 Nebenwurzeln des 2–3 cm langen, 3–6 mm dicken, 0–2 cm tief liegenden Rhizoms sind 16–30 cm lang mit einer Spitzentiefe von 2–9 cm, zwei Wurzeln (23 bzw.



Abb. 24. Herbariumprobe von *Leontodon hispidus* von der Alchemillawiese.
 $\frac{1}{3}$ nat. Gr.

20 cm lang) des zweiten freigelegten Wurzelsystems drangen jedoch 13 bzw. 15 cm tief. Breite des Wurzelsystems 35–40 cm. Verzweigung etwa wie auf der Narduswiese; Wurzeln IV Ordn. wurden jedoch nicht beobachtet. Länge der Wurzeln II Ordn. 0.5–3 (4.5) cm. Als Dicke der Nebenwurzeln wurde (0.6) 0.7–1.2 mm, als diejenige der II Ordn. 0.17–0.27 mm vermerkt. Farbe wie auf der Narduswiese.

Vergleichendes. Auf der Antennariawiese streben die Wurzeln viel mehr abwärts als auf den Frischwiesen und erreichen auch erheblich grössere Tiefen. Im Tiefgang der Wurzeln dürfte auch zwischen der Nardus- und der Alchemillawiese ein deutlicher Unterschied festzustellen sein, indem der Wurzelverlauf hier seichter zu sein scheint als auf der Narduswiese.

Auf der *Anthoxanthum*-Wiese KÄSTNERS (1920, S. 115) war die Wurzeltiefe 10–15 cm.

Leontodon autumnalis L.

Vorkommen und Sprossgrösse. Nur auf der Alchemillawiese, p (–fq) und pc. Stengellänge 25–35 cm. Die Pflanze ist nur 1stengelig mit 2–5 Köpfchen.

Alchemillawiese. (2 Indiv.) Der \pm aufrechte, dicht unter der Bodenoberfläche befindliche, 1 cm lange und 6–7 mm dicke Wurzelstock entsendet 15–20 Nebenwurzeln, von welchen die kürzeste der blossgelegten 17 cm, die längste, die aber nicht bis zur Spitze verfolgt werden konnte, 41 cm lang war. Die niedrigste gefundene Spitzentiefe war 3 cm, mehrere Wurzeln, u.a. die eben erwähnte, verliefen viel tiefer, rissen aber beim Herauspräparieren im tonig-lehmigen Untergrunde in einer Tiefe von 20 cm ab, so dass ihre Spitzentiefe unbekannt blieb; wahrscheinlich liegt die Höchsttiefe etwa bei 25–30 cm. Es sei bemerkt, dass die meisten Wurzeln mehr als 15 cm tief gingen. Die Breite des Wurzelsystems beträgt mindestens 35–50 cm. Verzweigungen II Ordn., die in den apikalen Teilen etwas zahlreicher sein dürften als basalwärts, sind reichlich oder spärlich vorhanden; ihre Länge beträgt 0.5–5 (7) cm. Wurzeln III Ordn. gibt es wenig. Die Dicke der Wurzeln I Ordn. beträgt 0.7–0.9(1.05) mm, der II Ordn. 0.17–0.23 mm. Wurzelfarbe gelblich weiss.

Hieracium pilosella L. (coll.)

Vorkommen und Sprossgrösse. Antennariawiese: fqq. st cp (–cp); Narduswiese: fq, sp; Alchemillawiese: st fq–p, pc. Der fruchttragende, nach der Blüte verlängerte, unverzweigte Schaft ist meistens 15–25 cm lang.

Antennariawiese. (10 Indiv., von diesen bei 5 nicht alle Wurzeln untersucht.) Die Nebenwurzeln, die in einer Anzahl von etwa 10 entweder am Grunde des Rosettensprosses oder auch auf dem horizontalen, \pm oberflächlich verlaufenden Rhizom (die jüngsten Läufer sind wurzellos) entspringen, sind 15–33 cm lang. Meistens sind sie \pm nach unten strebend, so dass ihre Spitzentiefe 10–28, meist 18–25 cm beträgt; bei ein paar Individuen wurden auch horizontale Wurzeln von 16–18 cm Länge und mit einer Spitzentiefe von nur 2–3 cm beobachtet. Einige der tiefer gehenden Wurzeln sind in ihren basalen, 5–10 cm langen Teil sehr flach

ausladend, andere richten sich schon von Anfang an abwärts. Die Breite des Wurzelsystems beträgt etwa 40 cm. Besonders in den apikalen Teilen sind die Nebenwurzeln ziemlich reichlich mit 2–9 cm langen Seitenwurzeln versehen; auch Wurzeln III Ordn., mit einer Länge von 1–3 cm, sind recht zahlreich vertreten. Die Dicke der älteren Nebenwurzeln beträgt etwa 1.4 mm; die jüngeren sind sogar nur 0.4 mm dick. Die Wurzeln II Ordn. sind 0.2–0.3 mm dick. Die Farbe der Wurzeln ist grauweiss, an der Basis gelblich.

Narduswiese. (2 Indiv.) Die Wurzellänge beträgt 9–21 cm, die Spitzentiefe 1–11 cm. Horizontale Wurzeln sind nur spärlich vorhanden. Die Breite des Wurzelsystems beläuft sich auf 30–35 cm. Die Wurzeln II Ordn. sind 0.5–3 cm lang, besonders in den Spitzenteilen oft zahlreich; die Wurzeln III Ordn. sind 0.5–1.5 (2) cm lang, ebenfalls recht zahlreich; auch einige der Ordn. IV wurden beobachtet. Ein bedeutender Teil der Wurzeln hatte abgestorbene Spitzen.

Alchemillawiese. (2 Indiv.) Die Wurzellänge beträgt 9–25 cm, die Spitzentiefe 3–16 cm, die Breite der Bewurzelung 35–40 cm. Einige von den Wurzeln sind ausgeprägte Flachwurzeln, so z.B. die längste, 25 cm lange Wurzel, die eine bogenförmige Richtung in \pm waagerechter Lage eingenommen hatte. Ganz vertikale Wurzeln wurden nicht beobachtet. Wurzeln II Ordn. sind teils spärlich, teils in den apikalen Teilen ziemlich reichlich vorhanden; ihre Länge beträgt 0.5–3 (4) cm. Wurzeln III Ordn. fehlen entweder ganz oder sind ziemlich spärlich vertreten. Die Wurzeldicke variiert zwischen 0.6–1.3 bzw. 0.13–0.24 mm. Im allgemeinen sind die Flachwurzeln dünner als die tiefer gehenden; an ein paar seicht gehenden Wurzeln wurde beobachtet, dass sie an der Basis ebenso dick wie die übrigen Wurzeln waren, sich aber schnell verschmälerten. Die Farbe der Wurzeln wurde als »schmutzig-gelblich grauweiss« definiert.

Vergleichendes. Auf der Antennariawiese ist das Wurzelsystem, obwohl es nur eine bescheidene Tiefe erreicht, dennoch beträchtlich tiefer gehend als auf den anderen Standorten. Auf allen Standorten kommen Flachwurzeln vor, auf der Antennariawiese dürften sie aber am seltensten sein; auf der Alchemillawiese sind sie offenbar am ausgeprägtesten entwickelt. Hier wurden auch keine senkrecht nach unten verlaufende Wurzeln vermerkt. Es

scheint auch, als wäre die Verzweigung der Nebenwurzeln hier schwächer als auf den Antennaria- und Narduswiesen.

Bei den 10 von ANDERSON (1927, S. 94) auf grasreichem Kalkboden in England untersuchten Individuen war der maximale Wurzeltiefgang nur 11 cm, also noch seichter als auf unseren Frischwiesen. Auch von HEILIG (1930, S. 266, vgl. S. 276) wird ein sehr seichter Wurzeltiefgang (10 cm) von einem flachgründigen, steinigen Xerophytenstandort angegeben. Auf dem Dünenboden wird aber nach VOLK (1930, S. 143) eine Wurzeltiefe von 32–40 cm mit einem seitlichem Streichen von 30 cm erreicht.

Hieracium suecicum Fr.

Vorkommen und Sprossgrösse. Narduswiese: r, pc; Alchemillawiese: stfq, pc–st pc. Stengelhöhe auf der Narduswiese 15–28 cm, auf der Alchemillawiese 20–30 cm. — (Artbestimmung Dr. H. LINDBERG.)

Narduswiese. (2 Indiv.) Aus dem fast oberflächlichen, horizontalen, 3–7 cm (Läufer 7–10 cm) langen und 1.5–2 mm dicken Rhizom gehen verhältnismässig spärliche Nebenwurzeln mit einer Länge von 6–14 cm und einer Spitzentiefe von 1–11 cm aus. Mehrere Wurzeln waren an der Spitze abgestorben. Die Mehrzahl der Wurzeln verläuft in schräger Richtung. Die Breite des Wurzelsystems beträgt 20 cm. Wurzeln II Ordn., 0.5–2.5 (3) cm lang, sind ziemlich reichlich vorhanden, gewöhnlich apikalwärts am zahlreichsten; auch die Wurzeln III Ordn. sind wohlvertreten, ja sogar einige der IV Ordn. wurden gesehen. Die Wurzeln I Ordn. sind 0.75–1.10 mm, die der II Ordn. 0.16–0.24 mm dick. Die Farbe ist fast weiss, etwas ins Graue spielend.

Alchemillawiese. (2 Indiv.) Die Nebenwurzeln des 2–10 cm (die Läufer bis 20 cm) langen, 2 mm dicken Rhizoms sind 6–16 cm lang und erreichen eine Spitzentiefe von 1–11 cm; ein \pm waagerechter Wurzelverlauf ist recht gewöhnlich. Die Breite der Bewurzelung wie auch die Verzweigung und Farbe der Wurzeln (Wurzeln IV Ordn. jedoch nicht beobachtet) wie auf der Narduswiese. Als Dicke der Nebenwurzeln wurde 0.9–1.2 mm, der II Ordn. 0.18–0.25 mm gemessen.

Vergleichendes. Der sehr seichte Verlauf der Wurzeln ist auf der Alchemillawiese vielleicht häufiger als auf der Narduswiese.

VI. WURZELGESTALTUNG BEI DEN UNTERSUCHTEN WIESENPFANZEN.

Sieht man ab von der alten und allbekannten Haupteinteilung der Wurzelgerüste in Primär- oder Hauptwurzelsysteme und Neben- oder Adventivwurzelsysteme sowie von den ausgeprägten Wurzelmetamorphosen, so hat sich die Aufstellung und Systematisierung der Wurzelsystemtypen als eine sehr schwierige Aufgabe erwiesen. Bekanntlich fehlt uns zur Zeit eine befriedigende, für detailliertere Zwecke brauchbare Universaleinteilung. Dies hat seinen Grund in dem grossen Formenreichtum der Wurzelgestaltung, ebenso wie im Auftreten zahlloser, lückenlos ineinander übergreifender Zwischenformen und nicht am wenigsten in der nicht seltenen Veränderlichkeit des Wurzelsystems bei ein und derselben Pflanzenart je nach den bestehenden edaphischen Verhältnissen oder auch je nach dem Alter der Individuen.

Das Bedürfnis nach einer Übersichtlichkeit zwingt jedoch zu Klassifizierungsversuchen. So auch im vorliegenden Falle. Obwohl unser Beobachtungsmaterial knapp ist und nicht alle Wiesenpflanzen der betr. Wiesenflächen umfasst, wollen wir dennoch, um einen orientierenden Einblick in die Formen des Wurzelgerüsts bei den Wiesenpflanzen zu erhalten, die untersuchten Wurzelsysteme in Gestaltungsformen einreihen. Von ökologischen Gesichtspunkten sehen wir dabei im allgemeinen ab, weil uns der dazu nötige Tatbestand in den meisten Fällen als zu ungenügend ermittelt erscheint. Unsere Einteilung ist in aller Hauptsache rein physiognomisch-morphologisch und nimmt nach Bedarf Rücksicht auch auf das unterirdische Sprosssystem. Bei der Aufstellung der Formen können wir in manchen Punkten das verdienstvolle ökologisch-morphologische Typensystem von FREIDENFELT (1902) zur Hilfe heranziehen. Gewisse

Fingerweise gibt auch die Einteilung der Wurzelsysteme bei METSÄ-
VAINIO (1931).

Bekanntlich ist das Wurzelsystem bei den Keimlingen und auch bei den Jungpflanzen oft von demjenigen der Blühreifen verschieden. Im folgenden werden nur die ausgewachsenen Individuen berücksichtigt. Wenn derart wesentliche Veränderungen in der Wurzelgestaltung während des Lebenslaufes der erwachsenen Individuen stattfinden, wie es z.B. bei *Trifolium pratense* festzustellen war, werden die jüngeren und die älteren Wurzelsysteme zu verschiedenen Wurzelformen gerechnet. Die Einreihung der Wurzelsysteme ein und derselben Pflanzenart in verschiedene Formen war auch in mehreren anderen Fällen nicht zu vermeiden.

Wir wenden für die Formen der Wurzelsysteme folgende Haupt-einteilung an: a. Formen der Primärwurzelsysteme, b. Formen der Wurzelsysteme mit Primär- und Nebenwurzeln, c. Formen der Nebenwurzelsysteme. Schon zwischen diesen Hauptgruppen kommen »schwierige« Zwischenfälle vor, um schon nicht von den einzelnen Formen zu reden.

a. *Formen der Primärwurzelsysteme.* Gewöhnlich ist nur die Primärwurzel vorhanden, in den zur folgenden Formengruppe vermittelnden Fällen auch mehr oder weniger unbedeutende, spärliche Nebenwurzeln.

1. Die Haupt- und Seitenwurzelform der Hapaxanthen. Die Hauptwurzel ist \pm dünn und schwächlich und bildet wenigstens einige verhältnismässig kräftige Seitenwurzeln. Diese Form dürfte in der Hauptsache dem Ruderattyp FREIDENFELTS (1902, S. 128 u. 132) entsprechen, obwohl der Wurzelstamm sich nicht in ein so stark entwickeltes Saugwurzelsystem auflöst, wie es FREIDENFELT bei seinem Typ beschreibt. Vertreter dieser Gruppe auf den untersuchten Wiesen sind: *Trifolium spadiceum*, *Linum catharticum*, *Myosotis micrantha*, *Veronica verna*. Vorläufig rechnen wir hierher auch *Campanula patula*, obwohl ihr Wurzelsystem u.a. durch das gelegentliche Vorkommen spärlicher Nebenwurzeln abweicht.

2. Die Haupt- und Seitenwurzelform der Pollakanthen. Die Hauptwurzel ist mehrjährig, mit in der Regel kräftigerem Wurzelstamm und kräftigeren Seitenwurzeln als beim vorigen Typ. Die Form hat mit dem Centraltyp FREIDEN-

FELTS (1902, S. 129 u. 133) vieles gemein. Vertreter: besonders jüngere Individuen von *Dianthus deltoides* (Abb. 7), *Potentilla argentea* und *Viola canina* (einen eigenen Untertyp vertreten diejenigen Wurzelsysteme, bei welchen einige Wurzeläste die Hauptwurzel an Länge übertreffen; s. Abb. 18 a); auch *Cerastium caespitosum* und *Polygala amarellum* dürften hierher zu rechnen sein, obwohl ihre Wurzelsysteme stark zur vorigen Form hinneigen.

3. Die Herzwurzelform (entspricht gewissermassen dem Herzwurzeltyp der Forstbotaniker). Die Hauptwurzel löst sich an der Basis oder unweit von dieser in zwei oder mehrere gleichstarke Wurzelstämme auf oder sie verkümmert bzw. stirbt ab, mit Ausnahme der basalsten Teile, wo einige kräftig ausgebildete Seitenwurzeln die Führung übernehmen. Vertreter des Typs: *Trifolium pratense*-Individuen (Abb. 13), ausnahmsweise auch *Knautia arvensis* (Abb. 21 d) und *Potentilla argentea*.

4. Die Pfahlwurzelform, und zwar mit echter, \pm angeschwollener, orthotroper, tiefgehender Pfahlwurzel, wie sie von FREIDENFELT (1902, S. 167) näher definiert wird. Spärliche, kleine Nebenwurzeln sind nicht ausgeschlossen. Auf unseren Wiesen ist der Pfahlwurzeltyp nur selten typisch ausgebildet. Vertreter: *Pimpinella saxifraga* (Abb. 19 a); *Knautia arvensis* und *Hypochoeris maculata* (Abb. 22) auf der Antennariawiese, ein Teil der Individuen auch auf der Narduswiese; weniger typische Pfahlwurzeln bei einigen *Trifolium pratense*-Individuen auf den Trockenwiesen, ebenso bei einigen Individuen von *Potentilla argentea*.

5. Form der abnormen Gestaltung der Pfahlwurzel. Diese Form wird durch die Abbildungen 21 c und 23 zur Genüge veranschaulicht: die Pfahlwurzel ist \pm dick, aber kurz und vergabelt und verläuft oft \pm waagrecht oder verschiedenerlei gekrümmt. Diese Form scheint auf Standorten zu entstehen, die für die Pfahlwurzelbildung ungünstig sind. Vertreter: *Knautia arvensis* und *Hypochoeris maculata* auf der Alchemillawiese, teilweise auch auf der Narduswiese.

b. Formen der Wurzelsysteme mit Primär- und Nebenwurzeln. Sowohl die Primärwurzel nebst Verzweigungen als auch sprossbürtige Wurzeln sind von Bedeutung; in einigen Fällen überwiegt die Primärwurzel, in anderen spielen die Nebenwurzeln die Hauptrolle.

1. Die Haupt-, Seiten- und Nebenwurzelform. Ausser der Hauptwurzel mit mehr oder weniger kräftigen Verzweigungen sind auch Nebenwurzeln \pm gut ausgebildet. Vertreter: *Potentilla argentea* und *Viola canina*, auch einige Individuen von *Trifolium pratense* (Abb. 10); zur dritten Form gewissermassen hinneigend: *Cerastium caespitosum* und *Dianthus deltoides*.

2. Form der waagerechten Hauptwurzel samt Nebenwurzeln. Die Aufstellung dieser Form scheint uns, obwohl sie sich nur durch die Richtung der Haupt- und teilweise der Seitenwurzeln vom vorigen Typ unterscheidet, nicht unmotiviert. Vertreter: Individuen von *Lychnis flos cuculi* (Abb. 6 b) und *Trifolium pratense* (Abb. 11).

3. Die Pfahl- und Nebenwurzelform. Ausser einer \pm typischen Pfahlwurzel kommen zahlreiche Nebenwurzeln auf den \pm waagerechten Rhizomteilen vor. Die Nebenwurzeln sind entweder alle \pm gleichstark, oder einige überflügeln die anderen beträchtlich in Stärke, so dass gewissermassen ein Dimorphismus entsteht. Vertreter: *Viscaria vulgaris*, *Galium verum*, *Campanula rotundifolia*. Mit Vorbehalt nennen wir hier auch *Trifolium repens* auf der Antennariawiese.

4. Die Herz- und Nebenwurzelform. Hierher rechnen wir Wurzelsysteme, die untereinander recht abweichend gebaut sind, die aber alle aus \pm kräftigen Seitenwurzeln eines basalen Primärwurzelrestes und aus Nebenwurzeln eines \pm kurzen Rhizoms bestehen. Vertreter: *Trifolium pratense* (sehr häufig; Abb. 14–16 a), auch Individuen von *Rumex acetosa*, *Cerastium caespitosum*, (*Lychnis flos cuculi*; Abb. 6 c) und *Viola canina*.

5. Die Wanderwurzelform. Ein ursprünglich aus Seitenwurzeln der Hauptwurzel entstehendes, horizontal sich ausbreitendes, Wurzelsprosse bildendes Wurzelsystem, das mit oder ohne der pfahlwurzelartigen Hauptwurzel fortlebt und zu welchem sich auch einige \pm schwache, zuweilen jedoch kräftigere, nach BEIJERINCK (1886, S. 37) sogar knospentragende Nebenwurzeln der Rhizomteile der Sprosse gesellen. Vertreter: *Rumex acetosella*.

c. Formen der Nebenwurzelssysteme. Die Primärwurzel nebst Verzweigungen höchstens in Form unbedeutender Reste vorhanden.

1. Herzwurzelartige Nebenwurzelform, die aus der Herz- und Nebenwurzelform nach Absterben der Hauptwurzeläste

entsteht. Vertreter: *Rumex acetosa* (Abb. 5), alte Individuen von *Trifolium pratense* (Abb. 16 b); nur zwangsweise sind *Viola canina*-Individuen, die nur mit Rhizomwurzeln versehen sind, hierher zu rechnen.

2. Form der adventiven Pfahlwurzeln (vgl. FREIDENFELT 1902, S. 129 u. 180: »der adventive Hauptwurzeltypus«). Diese Form bildet sich aus der Pfahl- und Nebenwurzelform nach Abfaulen der Pfahlwurzel und kräftiger pfahlwurzelartiger Ausbildung einer oder einiger Nebenwurzeln. Vertreter: Individuen von *Viscaria vulgaris*; wahrscheinlich auch bei *Galium verum* vertreten und bei *Dianthus deltoides* kaum ausgeschlossen.

3. Form des kräftigen Wurzelbüschels auf vertikalem Rhizom. Die Nebenwurzeln sind ziemlich dick, gleich stark, verhältnismässig schwach verzweigt, quastenförmig angehäuft. Vertreter: *Trollius europaeus* (Abb. 8 a), *Ranunculus auricomus*, *R. acris*, *R. polyanthemus*; auch die untersuchten *Cirsium palustre*-Individuen können vielleicht hierher gerechnet werden. — Ganz provisorisch stellen wir hier auch *Centaurea phrygia* hin.

4. Form der dichtgestreuten, kräftigen Nebenwurzeln auf verdicktem Horizontalrhizom. Die Verzweigung der Wurzeln ist verhältnismässig reichlich. Vertreter: *Alchemilla pastoralis*, *A. glomerulans*, *Filipendula ulmaria* (Abb. 8 b), *Geum rivale*.

5. Form der vorzugsweise apikalwärts verzweigten Nebenwurzeln auf horizontalem Rhizom. Die Wurzeln sind verhältnismässig kräftig, bei der Mehrzahl der Arten am Grunde des Luftsprosses angehäuft. Die Form ist mit dem *Silphium*-Typ FREIDENFELTS (1902, S. 153) verwandt bzw. teilweise in diesen einzubegreifen. Vertreter: *Hieracium pilosella*, *H. suecicum*, *Chrysanthemum leucanthemum*, *Antennaria dioeca*, *Achillea millefolium*, *Leontodon hispidus* (Abb. 24), *L. autumnalis*, *Cirsium heterophyllum* (?).

6. Form der knotenbürtigen Wurzeln der Kriechrhizome. Nebenwurzeln hauptsächlich von den Knotenstellen eines langgliedrigen, \pm dünnen, sehr oberflächlichen Horizontalrhizoms bzw. Kriechstengels in kleinen Gruppen oder einzeln ausgehend. Vertreter: *Prunella vulgaris*, *Veronica chamaedrys*, *V. officinalis* (Abb. 20), *Galium uliginosum*; \pm abweichend ist das

Wurzelsystem von *Stellaria graminea* (Abb. 6 a), noch mehr das Wurzelsystem der *Trifolium repens*-Individuen mit verlorengegangener Hauptwurzel.

7. Form der Flach- und Tiefwurzeln auf Ausläuferrhizom. Die Nebenwurzeln, welche von den Knoten der langgliedrigen Ausläufer ausgehen, verlaufen teils seicht, teils gehen sie in die Tiefe und sind zugleich oft dicker als die Flachwurzeln. Vertreter: *Vicia cracca*, *V. sepium* (Abb. 17), *Lathyrus pratensis*; eine gewisse Hinneigung zu diesem Wurzeltyp zeigt *Galium boreale*.

8. Form der Nebenwurzeln auf Knollenrhizom. Wurzeln nicht zahlreich, verschieden dick, mit dünnen und kurzen Verzweigungen. Vertreter: *Potentilla erecta*.

9. Form der annuellen Faserwurzeln auf Knollenrhizom. Die Wurzeln sterben zur Winterzeit ab, entstehen aber wieder im Frühjahr und sind mit ausgeprägten Mykorrhizazweigen versehen. Vertreter: *Polygonum viviparum*.

10. Form des Faserwurzelbüschels der Wiesengräser (vgl. »Wurzeltypus der Wiesengräser« bei FREIDENFELT 1902, S. 157). Vertreter: *Anthoxanthum odoratum*, *Agrostis capillaris* (Abb. 3), *Deschampsia flexuosa*, *Poa angustifolia*, *Festuca ovina*, *F. rubra*; *Luzula multiflora* wird hier nur mit Vorbehalt eingereiht.

Die Merkmale der FREIDENFELTSchen (1902, S. 156–157) Wurzeltypen »adventiver Saugwurzeltypus der Xerophyten« und »Wurzeltypus der Wiesengräser« greifen in unserem Grasmaterial so eng in einander über, dass wir auf eine Unterscheidung dieser zwei Typen verzichten.

Es sei bemerkt, dass die von KOKKONEN (1931 a u. b) bei den Gräsern beschriebenen Nähr-, Nährstütz- und Stützwurzeln sich bei den Grasindividuen unserer alten Wiesen gar nicht oder nur sehr undeutlich unterscheiden lassen. Bei jungen kultivierten Individuen einiger Wiesengrasarten konnten wir die betr. Differenzierung bei den meisten Arten, obwohl nur in schwacher Form verwirklicht, feststellen.

11. Form des Flach- und Senkwurzelsystems der Wiesengräser. Vertreter: *Nardus stricta*, weniger typisch *Deschampsia caespitosa*.

12. Form des Flach- und Senkwurzelsystems

der Riedgräser (*Carex*-Typ bei METSÄVALINIO 1931, S. 319). Vertreter: *Carex Goodenowii* (Abb. 4), weniger typisch *C. pallescens*.

Bei einem Artenbestand von 61 Arten haben wir also nicht weniger als 22 verschiedene Formen der Wurzelsysteme, und zwar ist die Hälfte aller Formen auf allen drei Wiesen vertreten. Es scheint vielleicht, als sei die Unzweckmässigkeit der benutzten Klassifizierung durch die sehr grosse Zahl der Formen zur Genüge an den Tag gelegt. Es ist indes in Erwägung zu ziehen, dass die meisten in der vorliegenden Untersuchung unberücksichtigt gebliebenen Wiesenpflanzen der Trocken- und Frischwiesen in Vuorlahti sich in die aufgestellten Formen hineinstellen lassen dürften [andere Typen werden z.B. durch annuelle Halbschmarotzer (*Euphrasia*, *Rhinanthus*), durch *Geranium silvaticum* oder *Anemone nemorosa* vertreten], so dass die angegebenen Formen eigentlich keine enge Artengruppe umfassen. Auch ist zu beachten, dass man in einer detaillierten Untersuchung einer Pflanzenformation eine viel genauere Einteilung wählen muss als in einer Untersuchung, die die gesamten Gewächsarten umfasst, bei welcher es eine natürliche Notwendigkeit wird, nur die wichtigsten Merkmale zu berücksichtigen. In einer kleinen monographischen Bearbeitung ist es jedenfalls unratsam auf einem ungenügenden Material zu viel zu generalisieren. Die hier eventuell zu weit geführte Einteilung kann ja nach umfangreicherer Erfahrung unschwer durch Zusammenschlagen gewisser Kategorien eingeeengt werden.

Es wurde oben hervorgehoben, dass ungefähr die Hälfte der aufgestellten Wurzelformen auf sämtlichen drei untersuchten Wiesenstandorten vertreten ist. In der Verteilung der übrigen Typen auf die verschiedenen Standorte können wir eigentlich nur einen einzigen durchgehenden Zug von Bedeutung aufdecken. Es ist die starke Beschränkung des Vorkommens der mehr oder weniger kräftigen Hauptwurzel bei den Pollakanthen (Typen a 2, a 4, b 1, b 3) sowie der pfahlwurzelartigen Nebenwurzeln (b 3, c 2) auf der trocknen Antennariawiese, und dementsprechend das starke Verkümmern bzw. Fehlen der Pfahlwurzel und ihr ähnelnder Wurzeln auf den Frischwiesen, besonders auf der Alchemillawiese. In Übereinstimmung damit steht das starke Überwiegen der reinen Nebenwurzelsysteme bei den Dikotylen der Nardus- und Alchemillawiese, deren

Boden mehr oder weniger frisch ist. Es wiederholt sich auf unserer Antennariawiese die wohlbekannte, auch experimentell (GAIN 1895, S. 142) festgelegte Erscheinung, dass die Ausbildung einer kräftigen Hauptwurzel durch Trockenheit begünstigt wird (s. z.B. bei FREIDENFELT 1902, S. 127); auf den Frischwiesen hingegen sehen wir die Nebenwurzelbildung gefördert.

Inbetreff der Hauptwurzler auf der Alchemillawiese ist es nicht ohne Interesse festzustellen, dass reine Primärwurzelsysteme ohne Verkümmierungen des Hauptwurzelstammes nur bei schwächlichen Hapaxanthen (*Linum catharticum*, *Trifolium spadiceum*) oder bei Pollakanthen vorkommen, die, augenscheinlich kurzlebig, an der Grenze zu den monokarpischen Pflanzen stehen (*Polygala amarellum*). Allerdings kann man auch bei diesen oft bemerken, dass der Hauptwurzelstamm an Bedeutung verliert, indem die Seitenwurzeln ihn an Länge überflügeln können.

Recht beachtenswert scheint uns, dass die starke, mit deutlicher Verkümmierung des Wurzelsystems verbundene Deformation der Pfahlwurzel bei *Hypochoeris maculata* (s. Abb. 23) auf den Frischwiesen nicht auf die Grösse der oberirdischen Teile dieser Pflanze einen deutlicheren Einfluss ausübt, als es tatsächlich der Fall ist, obwohl dem Wurzelsystem kein Ersatz durch eine Seiten- oder Nebenwurzelbildung geschaffen wird. Die Stengel und Blätter von *Hypochoeris* mit schwächlicher Wurzel können ebenso stark ausgebildet sein wie bei kräftig gewurzelten Individuen der Trockenwiese. Die Ungünstigkeit des Standortes bzw. die mangelhafte Leistungsfähigkeit der verkümmerten Wurzel äussert sich eigentlich nur in der Seltenheit der betr. Pflanzenart auf den eigentlichen Frischwiesen, möglicherweise auch in der grösseren Häufigkeit des sterilen Vorkommens (dies ist bei *Knautia arvensis* auf der Alchemillawiese deutlich zu beobachten).

Leider fehlt es an monographischen Bearbeitungen der Wurzelsysteme auf Wiesen in anderen Gegenden, so dass wir keine weiteren Vergleiche zwischen den verschiedenen Wiesenstandorten anstellen können. Im Vergleich zu Pflanzen gewisser wiesenähnlicher trockner Lokalitäten, z.B. den von NAUMANN (1932) untersuchten Hügelpflanzen in Sachsen und Nordböhmen, sei jedoch die Seltenheit der als Speicherorgane ausgebildeten Wurzeln auf unseren Wiesen speziell hervorgehoben.

VII. WURZELLÄNGE, TIEFGANG UND BREITE DES WURZELSYSTEMS SOWIE FORM UND GRÖSSE DES WURZELRAUMES.

Eine der Hauptaufgaben unserer Untersuchung war es, die Längen- und Verzweigungsverhältnisse der Wurzeln sowie die räumliche Ausdehnung, d.h. den Tiefgang und die Breite des Wurzelsystems der Wiesenpflanzen auf den verschiedenen Wiesenstandorten zu ermitteln. In Tab. 6, S. 134–137, finden wir die beobachteten Wurzellängen ebenso wie die Resultate der Tiefenmessungen und Breiten-schätzungen zusammengestellt. Bezüglich dieser Angaben sei ausdrücklich hervorgehoben, dass ein und dieselbe Pflanzenart auf gleichem Standort in der Regel sehr übereinstimmende Messungsergebnisse geliefert hat. Die meisten Abweichungen von diesem Verhältnis haben die Pfahlwurzler aufgewiesen.

A. WURZELLÄNGE.

Die Länge der Wurzeln variiert natürlich stark je nach der Pflanzenart. Als ein allgemeiner Zug erweist sich, dass die Längen der Wurzeln I Ordn. und korrelativ damit auch die Seitenwurzellängen auf der trocknen Antennariawiese erheblich grösser sind als auf den frischen *Nardus*- und *Alchemillawiesen*, wo die Wurzellängen merklich gleich sind. Es gibt aber von diesen Verhältnissen, die auf Grund der Feuchtigkeitszustände des Bodens ohne weiteres begreiflich erscheinen, nicht wenige Ausnahmen.

Eine Pflanzenart, bei welcher die Wurzellänge auf der Antennariawiese geringer ist als auf den anderen Wiesen, scheint *Nardus stricta* zu sein. Dies gilt aber nur inbetreff ihrer Flachwurzeln nebst Verzweigungen. Offenbar sind namentlich die oberflächlichsten Bodenschichten des Antennariabodens zeitweise zu trocken für ein nor-

Tabelle 6. Wurzellänge, Spitzentiefe der Wurzeln

	Länge der Wurzeln I Ordnung cm		
	Antennaria- wiese	Nardus- wiese	Alchemilla- wiese
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	6-23	8-24	8-21
<i>Agrostis capillaris</i>	25-91	9-28	6-20 (23)
<i>Deschampsia caespitosa</i>	—	15- ca. 70	7- ca. 80
<i>D. flexuosa</i>	45-90	11-36	10-33
<i>Poa angustifolia</i>	55-70	—	—
<i>Festuca rubra</i>	60-70 (81)	8-36	9-26
<i>F. ovina</i>	60-90	9-40	13-19
<i>Nardus stricta</i> {Flachwurzeln	3-17	8-28	7-34
{Senkwurzeln	24-100	?- ca. 70	?- ca. 80
<i>Carex Goodenowii</i> {Flachwurzeln	—	8-33	7-41
{Senkwurzeln	—	67-78	(80)
<i>C. pallescens</i> {Flachwurzeln	9-29 (37)	(15-40)	19-36
{Senkwurzeln	23-30	(23-38)	27-36 +
<i>Luzula multiflora</i>	4-16	4-16	4-14
<i>Rumex acetosa</i> (Nebenwurzeln)	—	17 (7)-42 (57)	17 (9)-42
<i>R. acetosella</i> (Hauptwurzeln u. Äste II Ordn.)	(0.3-34)	—	—
<i>Polygonum viviparum</i>	—	(6-15)	10 (8)-41
<i>Stellaria graminea</i>	0.5-18	0.5-24	0.5-17
<i>Cerastium caespitosum</i> {Hauptwurzeln	6.5-8	6-9	6.5-7.5
{Nebenwurzeln	?-10	2-22	3-13
<i>Viscaria vulgaris</i> {Pfahlwurzeln	55-105	—	—
{Nebenwurzeln	1-80	—	—
<i>Lychnis flos cuculi</i> {Hauptwurzeln	—	—	10-32
{Nebenwurzeln	—	—	0.5-25
<i>Dianthus deltoides</i> (Hauptwurzeln)	(14-20)	—	—
<i>Trollius europaeus</i>	—	(10-30)	18-50
<i>Ranunculus auricomus</i>	—	—	13-33
<i>R. acris</i>	—	(14-21)	13-25 (30)
<i>R. polyanthemus</i>	9-26	11-30	(28-35)
<i>Potentilla argentea</i> (Hauptwurzeln)	(18-30)	—	—
<i>P. erecta</i>	—	9-21	12-23
<i>Geum rivale</i>	—	—	9-26 (33)
<i>Filipendula ulmaria</i>	—	—	20-50
<i>Alchemilla pastoralis</i>	(12-24)	(12-29)	20-31
<i>A. glomerulans</i>	—	—	12-29
<i>Trifolium spadiceum</i>	3-3.5	3.5-4	3-4 (5)

nung sowie Breite des Wurzelsystems.

Länge der Wurzeln II Ordnung cm			Spitzentiefe der Wurzeln I Ordn. oder sie ersetzender Wurzeläste, cm			Breite des Wurzelsystems cm		
Antennaria-wiese	Narthus-wiese	Alchemilla-wiese	Antennaria-wiese	Narthus-wiese	Alchemilla-wiese	Antennaria-wiese	Narthus-wiese	Alchemilla-wiese
2-5	0.5-3	0.5-3	0.5-13	0-2 (8)	0-2 (5)	35	40	35
4-9	1-3	1-2	20-71	2-9	0.5-12	20-30	35-50	20-35
—	1-5	1-5	—	1- ca. 65	1- ca. 75	—	55-60	(50)
23	1-6	1-6	50-65 (76)	0-24	1-17	50	50	(50)
5-10	—	—	50-60	—	—	30	—	—
0 (20)	0.5-2	0.5-2	55-65	0-9 (21)	0-10	(25)	50-60	[50]
12	0.5-3.5	1-3	55-80 (90)	1-16	0-5	30-40	40-60	30-35
5-2	1-6 (10)	1-6 (10)	1-3	1-2	1-3	30	55-60	50-60
0 (12)			14-92	(bis 65)	(bis 75)	50		
—	1-4	1-4	—	1-10	1-9	—	60	60-70
—	1-4	1-4	—	54-61	(61)	—	—	—
5-4	0.5-2 (4)	0.5-6	1-6 (9)	(1-9)	2-8	55 (65)	(65-70)	60-65
—			13-20	(15-33)	17-21 (25?)	45	(40?)	(50?)
5-2	0.5-2	0.5-2 (2.5)	0.5-8	0.5-7 (10)	0.5-9	15-30	25-30	25
—	0.5-3	0.5-3	—	1-5	1-12 (15)	—	60-80	60-70
?	—	—	2-17 +	—	—	—	—	—
—	0.5-1 (2)	0.5-1 (2)	—	(0.5-10)	1-15	—	(20?)	20
5-7.5	(0.5-9)	0.5-? (16)	0.5-6	1-3 (+)	0.5-3.5 (7)	—	—	—
5-10	0.5-6 (9)	0.5-2	3-6.5	?	2-2.5	12	15-23	12-15
5-3	0.5-3 (6)	0.5-1 (2)	1-2	1-4	0.5-2			
35	—	—	50-80	—	—	?	—	—
(20?)	—	—	1-40 (60)	—	—			
—	—	0.5-14	—	—	3-4	—	—	—
—	—	0.5-?	—	—	0-7	—	—	—
30)	—	—	(14-20)	—	—	30-50	—	—
—	0.5-3.5	2 (0.5)-4	—	(2-16)	2-12 (15)	—	(40-50?)	70-100
—	—	1-3	—	—	1-10-16 (23)	—	—	50-60
—	1-4	1-3	—	(3-11 (17))	1-10 (27)	—	(30-35)	25-30 (50)
5-4	0.5-3.5	0.5-3.5	3-14	4-19 (26)	(8-23)	35	35	(50)
22)	—	—	15?-28	—	—	25-30	—	—
—	0.5-3	0.5-3	—	4-14	2-16	—	25-30	30
—	—	0.5-3	—	—	2-10 (14)	—	—	30-50
—	—	1-4	—	—	0.5-7-12	—	—	80-100
5-3	0.5-3	0.5-3	(1-7 (16))	(1-13)	1-12	40	?	50-55
—	—	0.5-3	—	—	1-18	—	—	40
4	2-4.5	2-4 (6.5)	(3.5-4.5)	4-4.5	3.5-5 (6)	7-8	8	8-12

Tabelle 6. (Forts.)

	Länge der Wurzeln I Ordnung cm		
	Antennaria- wiese	Nardus- wiese	Alchemilla- wiese
<i>Trifolium repens</i> {Hauptwurzeln	6.5-11	—	—
{Nebenwurzeln	2-10	3-7	3-9 (12)
<i>T. pratense</i> {Hauptwurzeln	5-16	(12-?)	?
{Nebenwurzeln (und Hauptwurzelaeste)	12-42	5-23 (34 +)	5-27
<i>Vicia cracca</i>	—	3-32	2-33
<i>V. sepium</i>	—	—	5-38 +
<i>Lathyrus pratensis</i>	—	2-31	6-31
<i>Linum catharticum</i>	—	4.5-5.5 (+ 1)	4.5-7.5 (+)
<i>Polygala amarellum</i>	—	—	8-14
<i>Viola canina</i> *montana {Hauptwurzeln	(10-13?)	2-17	7-13
{Nebenwurzeln	(2-4)	4-18	4-?
<i>Pimpinella saxifraga</i> (Hauptwurzeln)	74-100	28-59	[35-40]
<i>Myosotis micrantha</i>	5-8	—	—
<i>Prunella vulgaris</i>	—	—	4-15 (2)
<i>Veronica verna</i>	4-7	—	—
<i>V. chamaedrys</i>	5-13	5-13	5-10
<i>V. officinalis</i>	6-32	—	8-25
<i>Galium uliginosum</i>	—	—	1-5
<i>G. boreale</i>	6-18	—	4-22
<i>G. verum</i> {Hauptwurzel	95-125	—	—
{Nebenwurzeln	3-16(55)	—	—
<i>Knautia arvensis</i> (Hauptwurzeln)	90-155	18-28	7-30
<i>Campanula rotundifolia</i> {Hauptwurzeln	60-75	18-25	(4 +)
{Nebenwurzeln	1-7	1-5	1-7
<i>C. patula</i> (Hauptwurzeln)	—	—	5-8
<i>Antennaria dioeca</i>	12-55	(7-12)	6-22
<i>Achillea millefolium</i>	65-90	8-17	5-18
<i>Chrysanthemum leucanthemum</i>	25-36	7-22	6-31
<i>Cirsium palustre</i> (Nebenwurzeln)	—	—	23-71
<i>C. heterophyllum</i>	—	—	14-60
<i>Centaurea phrygia</i>	—	20-39	18-41
<i>Hypochoeris maculata</i>	68-80	16-50	(8)
<i>Leontodon hispidus</i>	9-40	10-37	16-30
<i>L. autumnalis</i>	—	—	17-41
<i>Hieracium pilosella</i>	15-33	9-21	9-25
<i>H. suecicum</i>	—	6-14	6-16

Länge der Wurzeln II Ordnung cm			Spitzentiefe der Wurzeln I Ordn. oder sie ersetzender Wurzeläste, cm			Breite des Wurzelsystems cm		
Antennaria- wiese	Nardus- wiese	Alchemilla- wiese	Antennaria- wiese	Nardus- wiese	Alchemilla- wiese	Antennaria- wiese	Nardus- wiese	Alchemilla- wiese
0.5-4 (11)			(4-6)	—		—		—
0.5-2.5 (4.5)	0.5-2 (3)	0.5-2.5 (5)	1.5-6	1.5-7	2(0)-6 (12)			—
—			5 (3)-15	(2-5)	?	{ (30-40)	{ (30-40)	{ (30-45)
0.5-26 (48)	(0.5-4)	0.5-3 (7)	0-14 (33)	0-4 (34 +)	0-9			
—	0.5-2.5 (4)	0.5-2 (6)	—	0-26	0-25		—	—
—		0.5-3.5 (9)			1-30?			—
—	0.5-3 (4)	0.5-2 (4)	—	1-28 +	1-35?			
—	1.5-3.5	2-5	—	4-5	4-7	—	(7)	7-10
—		3-6 (8)	—		2-4 (3-6)	—	—	(6-8)
0.5-(10?)	(0.5-4 (15))	1-23	(8-12?)	(10-13)	(7-13)	{ ?	{ 15-20	{ 30-35
(0.5-1)	(0.5-5)	?	(1-2)	1-12	(1-?)			
0.5-20 (34)	(2-4)	[0.5-8]	65-85	17-43	[14(7)-18]	15-20 (25)	(10)	[15-20?]
0.5-5			4-6.5	—	—	4-8	—	—
—	—	0.5-3			2-12 (14)	—	—	10-15 (20)
1.5-3 5			4-6	—	—	5-6 (8)	—	—
0.5-2.5	0.5-1.5 (3)	0.5-2.5	4-10	0-7	0-7	10-15	20	20
0.5-3 5	—	0.5-2.5	2-13	—	2-11 (15)	30-40	—	30
—	—	0.1-1 (1.5)	—	—	0-1.5 (2)	—	—	—
0.5-3.5 4	—	0.5-4	2-13	—	1-16	—	—	—
2-15			51-75		—	—	—	—
1-5			2-10 (45)	—	—	—	—	—
1-25	1-15	1-20	80-103	13-30	8-15	(30-40?)	(10-15)	(?)
1-20	(2-3)	1 (3.5)	50-60	20-22	(10?)	{ 20-25	{ 30-40	{ (20)
0.2-2 3	(0.5)	0.5-2	1-3	1-5	(1-5)			
—	—	3-6 (?)	—		1-2 (0-4.5)		—	6-10
0.5-7	0.5-2.5 (4)	0.5-2	25 (12)-50	(2-10)	0-7	40	?	40
1-5	0.5-2	0.5-1.5	60-65 (75)	3-8	2-5 (10)	30	30	30
2-10	0.5-4 (6)	0.5-2	20-32	1-13	1-10	20-30	(30-40)	50
—	—	0.5-3		—	3-25	—	—	80-120
—	—	1-7			2-30			—
—	0.5-4	0.5-4	—	1-19 (30?)	(15-30 +)		50	40-50
1-30	1-9 (20)	2-8 (23)	60-70	(10)-42	(8)	30-50	(35)	(?)
0.5-2.5 (3.5)	0.5-2.5 (4)	0.5-3 (4.5)	5 (2)-38	2-16 (23)	2-9 (15)	(30)	35-40	35-40
—		0.5-5 (7)			3-ca.30?			(35-50)
2-9	0.5-3	0.5-3 (4)	10 (2)-28	1-11	3-16	40	(30-35)	(35-40)
	0.5-2.5 (3)	0.5-2.5 (3)		1-11	1-11		20	20

males Wachstum der betr. Flachwurzeln. Man findet ja, wie S. 39 erwähnt wurde, bei den *Nardus*-Individuen der Antennariawiese die Wurzelspitzen recht oft abgestorben. Allerdings können die Senkwurzeln von *Nardus* auf diesem trocknen Standort eine bedeutend grössere Länge erreichen als auf den Frischwiesen. Zweifellos fühlt sich aber diese Grasart auf der Antennariawiese nicht gut, was man aus ihrem niedrigen Wuchs und sehr spärlichen Vorkommen schliessen kann. — Eine andere Pflanze, bei welcher die Wurzellänge auf der Antennariawiese etwas geringer als auf den Frischwiesen sein dürfte, ist *Carex pallescens*, und zwar gilt dies sowohl für ihre Flach- als auch die Senkwurzeln, die beide recht untief verlaufen. Auf der Trockenwiese gedeiht die betr. Seggenart augenscheinlich nicht gut.

Mehrere Pflanzenarten begnügen sich auf der Trockenwiese und auf den Frischwiesen mit ungefähr gleichen Wurzellängen. Als solche Arten erweisen sich *Anthoxanthum odoratum*, *Luzula multiflora*, *Stellaria graminea*, *Cerastium caespitosum*, *Ranunculus polyanthemus* (die Wurzeln auf der Antennariawiese sehr häufig von Maikäferlarven abgeissen; ohne diese Schädigungen wäre die Wurzellänge auf der Antennariawiese ebenso gross oder vielleicht grösser als auf den anderen Wiesen), *Alchemilla pastoralis* (die Wurzellänge auf der Antennariawiese infolge von häufigem Larvenbiss scheinbar geringer als sonst), *Trifolium spadicum*, *T. repens*, *Viola canina*, *Veronica chamaedrys*, *V. officinalis* und *Galium boreale*. Von diesen Arten geben jedoch zwei Drittel entweder durch ihre Kleinwüchsigkeit, häufige Sterilität oder auch durch die relativ niedrige Abundanz auf der Antennariawiese zu erkennen, dass sie sich hier nicht wohl fühlen. Die Möglichkeit dürfte nicht ausgeschlossen sein, dass ihr schwaches Fortkommen auf der Trockenwiese von der Unfähigkeit herrührt, im Antennariaboden ein längeres, sich tiefer erstreckendes Wurzelsystem auszubilden. Diejenigen von den obigen Arten, die auf der Trockenwiese ebenso gut auskommen wie auf den weniger trocknen Wiesen (*Stellaria graminea*, *Cerastium caespitosum*, *Ranunculus polyanthemus*, *Veronica officinalis*) sind bekannte Arten trockner Standorte.

Obwohl die Längen der Wurzeln auf den beiden Frischwiesen in der Regel einander sehr gleichkommen, bemerkt man bei mehreren Arten eine gewisse Tendenz zur Überflügelung auf der *Nardus*wiese. Ganz entschieden grösser auf der *Nardus*- als auf der *Alchemilla*-

wiese ist die Länge der Pfahlwurzeln von *Pimpinella saxifraga*, *Campanula rotundifolia* und *Hypochoeris maculata*.

Die einzige Pflanze, die ohne Zweifel in der Regel auf der Narduswiese mit kürzeren Wurzeln auskommt als auf der Alchemillawiese, ist in unserem Material *Trollius europaeus*. Dieser Umstand entzieht sich indes einer gültigen Erklärung, weil die *Trollius*-Wurzeln auf der Narduswiese unter Larvenangriffen stark leiden. Möglicherweise tragen die Wurzelschädigungen ihren Anteil an der relativ hohen Sterilität dieser Pflanzenart auf der Narduswiese.

B. TIEFGANG DER WURZELN.

Ökologisch am wichtigsten dürfte unter den von uns ermittelten Verhältnissen die vertikale Ausdehnung des Wurzelgerüsts sein. Nach den Angaben der Tab. 6, S. 134—137, wäre es nicht schwer, die einschlägigen Pflanzenarten auf jedem Standort nach den Höchsttiefen der Wurzelspitzen zu gruppieren. Eine mehr zweckentsprechende Einteilung erhalten wir aber, wenn wir von den äussersten Maximaltiefen, die von einzelnen Wurzeln mehr oder weniger ausnahmsweise erreicht werden, absehen und statt dessen die *a l l g e m e i n e* (*n o r m a l e*) *T i e f e* der Bewurzelung als Einteilungsgrund wählen. Als allgemeine Tiefe der Bewurzelung einer Pflanzenart auf einem gewissen Standort bezeichnen wir die Bodentiefen, bis zu welchen die am tiefsten gehenden Wurzelteile, sie mögen nun Hauptwurzelspitzen oder diese überflügelnde Wurzelverzweigungen oder Nebenwurzelspitzen sein, sich normalerweise erstrecken; in solchen seltenen Ausnahmefällen (vgl. Fig. 19 b, S. 92), in welchen nicht die Spitze, sondern etwa andere Teile der Wurzeln am tiefsten dringen, wird die allgemeine Wurzeltiefe selbstverständlich nach diesen bestimmt. Bei Pflanzen mit einem Hauptwurzelsystem entspricht die Tiefe der Primärwurzelspitzen in der Regel der allgemeinen Bewurzelungstiefe, bei Pflanzen mit einem Nebenwurzelsystem wird die betr. Tiefe von einigen tiefstgehenden Nebenwurzeln bestimmt. Der Deutlichkeit halber sei ausdrücklich betont, dass die normale Tiefe der Bewurzelung nichts über die Tiefenlage der grössten Wurzelmasse der betr. Pflanzenart, ebensowenig wie auch über die Tiefenlage der meisten absorptionsfähigen Spitzenteile aussagt.

Indem wir mehr oder weniger willkürlich, aber nach eigener Erfahrung im vorliegenden Falle zweckmässig die allgemeine Bewurzelungstiefe von 0–6 cm als sehr seicht, diejenige von 6–12 cm als seicht, die von 12–30 cm als mitteltief und diejenige von 30–100 cm als tief (über 100 cm: sehr tief) bezeichnen, erhalten wir nach der normalen Wurzeltiefe folgende Gruppierung (die Konstanten und diesen sich anschliessende Arten, also die in der Pflanzendecke am meisten bedeutenden Arten, sind *kursiv* angegeben; mit \uparrow oder \downarrow sind solche Arten kenntlich gemacht, deren Einreihung in die betr. Kategorie \pm schwierig-gewesen ist und die möglicherweise in die vorangehende oder nächstfolgende Gruppe zu stellen wären):

Antennariawiese: Narduswiese: Alchemillawiese:

1. Arten mit sehr seichter (2–6 cm) Bewurzelung:

<i>Luzula multiflora</i>	<i>Anthoxanth. odoratum</i>	<i>Anthoxanth. odoratum</i>
<i>Stellaria graminea</i>	<i>Luzula multiflora</i>	<i>Festuca ovina</i>
<i>Cerastium caespitosum</i>	<i>Rumex acetosa</i>	\downarrow <i>Luzula multiflora</i>
<i>Trifolium spadiceum</i>	<i>Stellaria graminea</i>	<i>Stellaria graminea</i>
<i>T. repens</i>	<i>Cerastium caespitosum</i>	<i>Cerastium caespitosum</i>
<i>Myosotis micrantha</i>	<i>Trifolium spadiceum</i>	<i>Lychnis flos cuculi</i>
<i>Veronica verna</i>	<i>T. repens</i>	<i>Trifolium spadiceum</i>
	<i>Linum catharticum</i>	<i>T. repens</i>
	<i>Veronica chamaedrys</i>	<i>Linum catharticum</i>
	<i>Achillea millefolium</i>	<i>Polygala amarellum</i>
		<i>Veronica chamaedrys</i>
		<i>Galium uliginosum</i>
		<i>Campanula patula</i>
		<i>Antennaria dioeca</i>
		<i>Achillea millefolium</i>

2. Arten mit seichter (6–12 cm) Bewurzelung:

<i>Anthoxanth. odoratum</i>	<i>Agrostis capillaris</i>	<i>Agrostis capillaris</i>
(<i>Alchemilla pastoralis</i>)	<i>Festuca ovina</i>	<i>Festuca rubra</i>
<i>Viola canina</i>	<i>F. rubra</i>	<i>Polygonum viviparum</i>
<i>Veronica chamaedrys</i>	<i>Polygonum viviparum</i>	<i>Rumex acetosa</i>
<i>V. officinalis</i>	<i>Trollius europaeus</i>	<i>Trollius europaeus</i>
<i>Galium boreale</i>	<i>Ranunculus acris</i>	<i>Geum rivale</i>
	<i>Alchemilla pastoralis</i>	<i>Filipendula ulmaria</i>
	\uparrow (<i>Trifolium pratense</i>)	<i>Alchemilla pastoralis</i>
	<i>Viola canina</i>	\uparrow <i>Trifolium pratense</i>
	<i>Antennaria dioeca</i>	<i>Viola canina</i>
	<i>Chrysanth. leucanth.</i>	<i>Prunella vulgaris</i>

Antennariawiese: Narduswiese: Alchemillawiese:

Hieracium pilosella *Veronica officinalis*
H. suecicum *Galium boreale*
 (*Campanula rotund.*)
 Chrysanth. leucanth.
 (*Hypochoeris maculata*)
 Hieracium suecicum

3. Arten mit mitteltiefer (12–30 cm) Bewurzelung:

Wurzeltiefe 12–20 cm	<i>Carex pallescens</i>	<i>Deschampsia flexuosa</i>	[<i>Deschampsia flexuosa</i>]
	<i>Rumex acetosella</i>	<i>Carex pallescens</i>	<i>Carex pallescens</i>
	↓ <i>Dianthus deltoides</i>	<i>Potentilla erecta</i>	<i>Ranunculus auricomus</i>
	↓ (<i>Ranunculus polyanth.</i>)	<i>Leontodon hispidus</i>	↑ <i>R. acris</i>
	(<i>Trifolium pratense</i>)		<i>Alchemilla glomerulans</i>
			<i>Potentilla erecta</i>
			[<i>Pimpinella saxifraga</i>]
			<i>Knautia arvensis</i>
			<i>Leontodon hispidus</i>
			<i>Hieracium pilosella</i>

Wurzeltiefe 20–30 cm	<i>Potentilla argentea</i>	<i>Ranunculus polyanth.</i>	<i>Ranunculus polyanth.</i>
	<i>Chrysanth. leucanth.</i>	<i>Vicia cracca</i>	<i>Vicia cracca</i>
	<i>Hieracium pilosella</i>	<i>Knautia arvensis</i>	<i>V. sepium</i>
		<i>Campanula rotund.</i>	↑ <i>Cirsium palustre</i>
		<i>Centaurea phrygia</i>	<i>C. heterophyllum</i>
			<i>Leontodon autumnalis</i>

4. Arten mit tiefer (über 30 cm) Bewurzelung:

Wurzeltiefe 30–45 cm	<i>Antennaria dioeca</i>	<i>Lathyrus pratensis</i>	<i>Lathyrus pratensis</i>
	<i>Leontodon hispidus</i>	<i>Pimpinella saxifraga</i>	<i>Centaurea phrygia</i>
		<i>Hypochoeris maculata</i>	

Wurzeltiefe 45–60 cm	<i>Agrostis capillaris</i>	↓ <i>Deschampsia caespitosa</i>	<i>Carex Goodenowii</i>
	<i>Poa angustifolia</i>	↓ <i>Nardus stricta</i>	
	<i>Campanula rotund.</i>	<i>Carex Goodenowii</i>	

Wurzeltiefe 60–80 cm	<i>Festuca ovina</i>	<i>Deschampsia caespitosa</i>
	<i>F. rubra</i>	<i>Nardus stricta</i>
	<i>Deschampsia flexuosa</i>	
	<i>Viscaria vulgaris</i>	
	<i>Pimpinella saxifraga</i>	
	<i>Galium verum</i>	
	<i>Achillea millefolium</i>	
	<i>Hypochoeris maculata</i>	

Wurzeltiefe 80–100 cm	<i>Knautia arvensis</i>
	<i>Nardus stricta</i>

Aus diesen Artenverzeichnissen nebst Tab. 6 können wir mehrere allgemeine Ergebnisse herauslesen:

1. Auf allen drei Standorten kommen sowohl sehr seicht und seicht als mässig tief und tief bewurzelte Arten vor.

2. In der allgemeinen Tiefe der Bewurzelung lässt sich jedoch ein grosser Unterschied zwischen der Antennaria-Trockenwiese einerseits und den Nardus- und Alchemillawiesen mit frischem Boden erblicken, und zwar dahin, dass die Pflanzendecke der Antennariawiese hauptsächlich mehr oder weniger tief bewurzelt ist, die der Nardus- und Alchemillawiesen als überwiegend mehr oder weniger seicht wurzelnd zu bezeichnen ist. Der Wurzeltiefgang ist auf den Nardus- und Alchemillawiesen sogar unerwartet gleich. Dies alles geht besonders deutlich hervor, wenn wir den prozentualen Anteil der einzelnen Tiefenkategorien der Bewurzelung, und zwar sowohl für sämtliche untersuchte Arten als für die Konstanten ausrechnen:

			Sämtliche unters. Arten			Konstante Arten		
			Antenn.- wiese	Nardus- wiese	Alchem.- wiese	Antenn.- wiese	Nardus- wiese	Alchem.- wiese
Sehrseicht bewurzelt	%		19	26	28	8	25	23
Seicht	»	»	17	34	32	0	59	50
Mitteltief	»	»	22	24	30	15	8	18
Tief	»	»	42	16	10	77	8	9

Unter den Konstanten, die den ökologischen Charakter der Vegetation hauptsächlich bestimmen, erweisen sich also die Unterschiede zwischen der Trockenwiese und den Frischwiesen noch schärfer ausgeprägt als im gesamten untersuchten Artenbestand.

3. Von den Arten, die sowohl auf der Antennariawiese als auf den beiden anderen Wiesen vorkommen, weist die grosse Mehrzahl auf der Trockenwiese eine viel grössere Wurzeltiefe auf als auf den Frischwiesen. Beispiele von ausserordentlich grossen Unterschieden liefern u.a. *Agrostis capillaris*, *Festuca ovina*, *Knautia arvensis* und *Hypochoeris maculata*. Dass diese oder andere Unterschiede in den Wurzelsystemen auf verschiedenen Standorten durch das Vorkommen verschiedener Ökotypen der betr. Pflanzenarten auf den verschiedenen Wiesenflächen bedingt werden, scheint äusserst unwahrscheinlich. Die untersuchten Wiesenflächen sind ja auch ganz nahe beieinander gelegen; die Besamung findet sicherlich oft von der Antennariawiese nach der Alchemillawiese hin und umgekehrt statt.

Arten, die sich auf den Trocken- und Frischwiesen ungefähr gleich tief bewurzeln, sind nicht wenig vorhanden. Die meisten von ihnen sind Seichtwurzler und zugleich Arten, die wir früher (S. 138) als Pflanzenarten mit auf allen Standorten ungefähr ähnlicher Wurzellänge konstatiert haben. Von der erwähnten Artengruppe trennen sich nur *Anthoxanthum odoratum* und *Veronica chamaedrys* (eventuell auch *Cerastium caespitosum*?) ab, indem diese Arten trotz annähernd gleicher Wurzellänge auf der Antennariawiese durch einen mehr abwärts gerichteten Wurzelverlauf eine nicht unbedeutend grössere Tiefe erreichen. Der grössere Tiefgang dürfte aller Wahrscheinlichkeit nach auf eine effektivere Wasserversorgung hinzielen. Auf das mangelhafte Gedeihen der meisten hier zu behandelnden Arten auf der trocknen Antennariawiese wurde schon auf S. 138 aufmerksam gemacht.

Arten, die auf der Trockenwiese wirklich seichter bewurzelt wären als auf den Frischwiesen, liessen sich nicht mit voller Sicherheit nachweisen. Den Eindruck einer geringeren Wurzeltiefe auf der Antennariawiese erhält man aus den Tabellenangaben auf S. 134 inbetr. *Carex pallescens*, *Ranunculus polyanthemus* und *Alchemilla pastoralis* wohl. Die Wurzeln dieser Arten leiden aber auf der betr. Wiese stark an Larvenschädigungen. Nur bei *Carex pallescens* schien es, als wäre ihre relativ geringe Wurzeltiefe auf der Antennariawiese nicht nur durch Wurzelschädigungen sondern auch durch die das Wurzelwachstum beeinträchtigende Einwirkung der Trockenheit bedingt.

4. Obwohl die allgemeine Tiefe der Bewurzelung bei derselben Pflanzenart auf den beiden Frischwiesen im allgemeinen sehr gleich ist, gewahrt man nichtsdestoweniger, ganz wie inbetr. der Wurzellänge, bei einigen Arten einen gewissen oder sogar starken Tiefenzuwachs auf der trockneren Narduswiese im Vergleich zu der etwas feuchteren Alchemillawiese. Sehr stark tritt der Unterschied in der Tiefe der Primärwurzeln bei den hier vorkommenden Pfahlwurzelpflanzen (*Pimpinella*, *Knautia*, *Campanula rotundifolia*, *Hypochaeris*) hervor. Die Erklärung hierzu sucht man natürlich bei diesen trockenheitliebenden Pflanzen am nächsten in der verschiedenen Bodenfeuchtigkeit der beiden Wiesen; die Feuchtigkeit der tieferen Bodenschichten ist ja auf der Narduswiese geringer als auf der Alchemillawiese. Aber auch andere Faktoren, die dort einen grösseren Tiefgang gestatten, spielen sicherlich eine Rolle (s. S. 169).

5. In ihrem Verhalten zur Wurzeltiefe weisen einige von uns unterschiedene Wurzelsystemformen gewisse Züge von Bedeutung auf. Das wichtigste dürfte das starke Bestreben der Pfahlwurzeln sein, sich positiv geotropisch in beträchtliche Tiefen zu suchen. Wenn sie von diesem Bestreben durch verschiedene äussere Reize abgelenkt werden, was speziell auf der Alchemillawiese, teilweise auch auf der Narduswiese eintrifft, nehmen sie meistens eine mehr oder weniger waagerechte Lage in geringer Tiefe ein (s. Abb. 19 b, 21 c u. 23 von *Pimpinella saxifraga*, *Knautia arvensis* und *Hypochaeris maculata*) und können zugleich in mehr oder weniger merkwürdigen abnormen Formen (S. 127) auftreten.

C. DIE VORHERRSCHENDE TIEFENLAGE DER ABSORPTIONSFÄHIGEN WURZELTEILE.

Die in Tab. 6, S. 134 ff., zusammengestellten Angaben über die Spitzentiefe der Wurzeln I Ordnung können natürlich nur in gewissen Fällen eine richtige Auffassung über die Tiefenverteilung der Wasser und Nährstoffe aufnehmenden Teile des Wurzelgerüsts geben. Die Tiefenlage der lebenden Wurzelspitzen bei den verschiedenen Pflanzenarten bedarf also einer besonderen Erläuterung.

Bei der überwiegenden Mehrzahl der untersuchten Pflanzenarten liess sich bei der Blosslegung der Wurzelsysteme immer wieder wahrnehmen, dass jungfrische und darum aller Wahrscheinlichkeit nach absorptionsfähige Wurzelspitzen, die selbstverständlich ganz überwiegend den Wurzelverzweigungen angehören, von den oberflächlichsten Bodenschichten bis zu der allgemeinen Bewurzelungstiefe bzw. den maximalen Wurzeltiefen mehr oder weniger reichlich vorkommen. Im allgemeinen sind die oberflächlicheren Schichten auch bei tief bewurzelten Pflanzen am meisten reich an Wurzelspitzen oder jedenfalls nicht ärmer als die tieferen Schichten.

Wurzelsysteme, die eine grosse Mehrzahl ihrer wirksamen Wurzelspitzen auf grössere Bodentiefen konzentrieren, fehlen jedoch nicht ganz. Sie werden hauptsächlich durch die typischen Pfahlwurzelsysteme der Pfahlwurzler auf der Antennariawiese vertreten. Hier setzt nämlich die Verzweigung der Hauptwurzel mit kräftigeren Seitenwurzeln bei den meisten älteren Individuen von *Pimpinella*

saxifraga (Abb. 19 a), *Knautia arvensis* und *Hypchoeris maculata* (Abb. 22 rechts) im allgemeinen erst in einer Tiefe von etwa 30–40 cm ein. Ausnahmen von dieser Regel sind wahrscheinlich nicht selten (vgl. Abb. 22 links von *Hypchoeris* und Abb. 21 a von *Knautia*), aber eine starke Neigung zur Benutzung hauptsächlich der tieferen Bodenschichten dürfte bei diesen Pflanzen unbestreitbar vorhanden sein. Auch auf der Narduswiese wurde dies bei einigen Wurzelsystemen von *Hypchoeris* festgestellt. — Auch bei *Viscaria vulgaris* auf der Antennariawiese ist die Verästelung der Pfahlwurzel ebenso wie der pfahlwurzelartigen Nebenwurzeln in den apikaleren, mehr oder weniger tief liegenden Teilen am reichlichsten, die schwächer entwickelten Nebenwurzeln mit ihren Verzweigungen sorgen aber für die Absorption in den oberflächlicheren Erdschichten.

Unter den Nebenwurzelsystemen weist offenbar die gleiche Neigung diejenige Wurzelsystemform auf, die aus vorwiegend apikalwärts verzweigten Wurzeln I Ordn. besteht und bei vielen Compositen vertreten ist (S. 129). Allerdings wird bei diesen Pflanzen die Bevorzugung der tieferen Bodenschichten fast nur auf der Antennariawiese verwirklicht, indem die betr. Nebenwurzeln auf den Frischwiesen zu einem bedeutenden Teil oder sogar alle eine \pm waagerechte Richtung in unbedeutender Tiefe einnehmen. — Auf der Antennariawiese gesellt sich zu den Pflanzen, bei welchen die meisten Wurzeläste in die grösseren Bodentiefen verlegt sind, auch *Poa angustifolia*.

Bei *Nardus stricta* wurde auf der Antennariawiese festgestellt, dass ihre Flachwurzeln genau wie auch auf den anderen Wiesentypen nur die ganz oberflächliche Bodenkrume in Anspruch nehmen, während wiederum die Senkwurzeln, deren Verzweigung erst weiter unten ausgiebig wird, in der Hauptsache die erheblich tieferen Bodenschichten aufsuchen. Es ist nicht ausgeschlossen, dass bei *Nardus stricta* eine ähnliche Anordnung auf allen drei Wiesenstandorten vorherrscht (die apikaleren Teile der *Nardus*-Senkwurzeln konnten auf den Frischwiesen nicht eingehend untersucht werden, vgl. S. 40). Ob es sich bei dieser Anordnung lediglich um Nährstoffaufnahme aus den obersten Bodenschichten, und hauptsächlich um Wasserversorgung aus den tieferen handelt (wo die Senkwurzeln jedoch nur auf der Alchemillawiese das Grundwasser erreichen können), mag dahingestellt bleiben.

Zum Schluss sei übrigens auf die Arbeit von SIERP u. BREWIG (1935) hingewiesen, die den Beweis vorbringt, dass auch andere als die apikalsten, Wurzelhaare führenden Wurzelteile bei der Absorption tätig sind.

D. BREITE DES WURZELSYSTEMS.

Wie der Tiefgang so ist auch die Breite, d.h. die horizontale Ausbreitung des Wurzelsystems (S. 28) bei den verschiedenen Arten oft ungleich gross. Die Breitenausdehnung des Wurzelgerüsts auf Wiesenstandorten beansprucht an sich ein besonderes Interesse wegen des ungeheuren Platzdranges im Wurzelboden, herrührend von der grossen Sprossdichte (vgl. Fussn. S. 1).

In Tab. 6, S. 134 ff., sind die gefundenen Breiten des Wurzelsystems, soweit sie sich überhaupt berechnen liessen, leicht zu ersehen.

Eine besondere Gruppe mit nur 5–12 cm breitem Wurzelwerk bilden die kleinen Hapaxanthen mit schwachem Haupt- und Seitenwurzelsystem. Die meisten anderen Pflanzen, sowohl die Zweikeimblättrigen als die Graminoiden haben eine Wurzelbreite von 30–50 cm. Die Gräser und Riedgräser mit dimorphem Wurzelsystem bewurzeln sich 50–65 cm breit. Nur bei grossen, aus kräftigen Wurzeln zusammengesetzten Nebenwurzelnbüscheln steigt die Breitenausdehnung bis auf 70–100(120) cm an. Diese Arten mit breitestem Wurzelgerüst sind *Trollius europaeus*, *Filipendula ulmaria* und *Cirsium palustre*. An ihrer Spitze steht das hapaxanthische *Cirsium palustre*.

Die Breite des Wurzelsystems scheint bei derselben Pflanzenart auf den verschiedenen Wiesenstandorten im allgemeinen nur relativ wenig zu variieren. Das Wurzelsystem kann sowohl seicht (Frischwiesen) als tief (Trockenwiese) gehend sein, die Breite ist aber stets ungefähr die gleiche. Nur bei *Festuca rubra* und *Chrysanthemum leucanthemum* bemerkt man erwähnenswert grosse Ausnahmen von diesem allgemeinen Verhältnis, indem ihre Wurzelsysteme auf der Antennariawiese sich gleichsam verengend in die Tiefe suchen, im frischen Wiesenboden dagegen breit ausladend sind. Bei *Knautia arvensis* auf den Frischwiesen bringt es die allgemeine Verkümmernng der Pfahlwurzel mit sich, dass die Breitenausdehnung des Wurzelsystems auf den Frischwiesen im Vergleich zu derjenigen auf der Antennariawiese bedeutend abnimmt.

Bei einer Betrachtung der festgestellten Breiten der Wurzelsysteme, die die horizontale Ausdehnung der entsprechenden Luftsprosssysteme in der Regel mehrmals übertreffen, kommt man zu der Auffassung, dass das Wurzelgedränge im Wiesenboden in keiner Weise beeinträchtigend auf die seitliche Ausdehnung einwirkt. Eher werden die meisten Pflanzenarten gerade durch den strengen Wettbewerb zu einer waagerechten Erweiterung ihres Wurzelsystems angeregt. Natürlich kann die Frage, wie gross die Einwirkung der Konkurrenz auf die Breite der Wurzelsysteme tatsächlich ist, nur experimentell beantwortet werden. Das Anstellen tadelloser solcher Kulturversuche in wirklich natürlichen Wiesenböden dürfte aber kaum möglich sein.

E. FORM DES WURZELRAUMES.

Wahrscheinlich infolge der grossen Homogenität des Bodens und der Pflanzendecke auf den von uns untersuchten Wiesenplätzen haben nicht wenige Pflanzenarten, bei welchen das Wurzelsystem als ein begrenztes Ganzes aufzufassen ist, einen im grossen und ganzen so radiär-symmetrisch im Raume verteilten Wurzelverlauf¹ aufzuweisen, dass die allgemeine Form ebenso wie die ungefähre Grösse des Wurzelraumes sich ohne grössere Schwierigkeiten bestimmen lassen. Mit dem Wurzelraum, der von der Länge und Richtung der Wurzeln I Ordnung, bei Hauptwurzelpflanzen auch der Wurzeln II Ordnung bestimmt wird, meinen wir den Rauminhalt des Bodestückes, der von den Wurzeln eines Pflanzenindividuums bzw. eines gewissen begrenzten Sprosssystems durchsetzt ist. Auf Grund einer bestimmten Architektonik des Wurzelbaues, die sich geltend macht,

¹ Die Wurzelgestaltung ist auf den Wiesen in der Regel viel symmetrischer als die Wurzelkartierungen und -Photographien bei Waldbäumen (s. z.B. bei HILF 1927 und LAITAKARI 1927 u. 1935) aufzeigen. Ausser auf die relativ grosse Einheitlichkeit der Bodenverhältnisse in dem kleinen Wurzelbereich eines Wiesenpflanzenindividuums, dürfte dies auch darauf zurückzuführen sein, dass ein Meiden der Wurzeln von Nachbarpflanzen, wie es bei den Waldbäumen häufig der Fall ist und bei ihren Wurzeln nicht selten in merkwürdigen Richtungsveränderungen der Langwurzeln resultiert (s. z.B. über Fichten- und Grauerlenwurzeln bei KALELA 1936), in dem ausserordentlich dichten Wurzelgeflecht des Wiesenbodens überhaupt nicht in Frage kommen kann.

»wenn man die Vorsicht gebraucht, nur möglichst unverletzte und ohne störende Hindernisse gewachsene Wurzelnetze verschiedener Pflanzenarten mit einander zu vergleichen« (HELLRIEGEL 1883, S. 122), ist die Form des Wurzelraumes je nach der Pflanzenart verschieden, variiert aber oft nach dem Standorte. Eine so grosse Variation, wie HAASIS (1921) bei *Pinus ponderosa*-Jungpflanzen, die hauptsächlich je nach den Bodenarten eine Kegel-, Zylinder-, Keulen-, Spindel-, Pilz- usw. Form ihres Wurzelsystems (insgesamt 8 Formen) aufzeigten, beobachtete, kam jedoch in unserem Material nicht zum Vorschein.

Die Formen des Wurzelraumes lassen sich meistens in bestimmte Form entypen gruppieren. Zwar sind diese Typen selbstverständlich nicht scharf umschrieben, sondern gehen durch Vermittlung zahlreicher Zwischenformen ineinander über. Wir haben jedoch den Versuch gemacht, die in unserem Material vorkommenden Formen zu gruppieren und haben so folgende Typen festgestellt:

1. **Kegelform** (der Wurzelraum hat die Form eines verkehrtgestellten Kegels). Vertreter: *Myosotis micrantha*.

2. **Zylinder-Kegelform** (der Wurzelraum oben zylindrisch, unten zu einer Kegelspitze ausgezogen). Vertreter: *Veronica verna*.

3. **Keulenform** (der obere Teil des Wurzelraumes \pm schmal, der untere \pm stark erweitert). Vertreter: diejenigen Pfahlwurzeln der Antennariawiese, die erst tiefer unten kräftigere Äste tragen (s. S. 144).

4. **Zylinderform**. Sehr häufig. Vertreter: die meisten Wurzelsysteme auf der Antennariawiese, z.B. *Agrostis capillaris*, *Poa angustifolia*, *Viscaria vulgaris*, *Chrysanthemum leucanthemum*; *Nardus* und *Deschampsia caespitosa* auf sämtlichen Wiesenstellen.

5. **Scheibenform** (die Breite mindestens zweimal so gross wie die Tiefe), und zwar als Plattscheibenform und Konkavscheibenform (Nebenwurzelsysteme mit nur waagerechten und leicht schrägen Wurzeln, also ohne vertikale Wurzeln) vorkommend. Dieser Formentyp ist besonders unter den Nebenwurzeln der Nardus- und Alchemillawiesen reichlich vertreten, fehlt aber auch nicht auf der Antennariawiese. Vertreter auf den Frischwiesen: *Anthoxanthum odoratum*, *Trollius europaeus*, *Filipendula ulmaria*, *Alchemilla*

pastoralis, *Chrysanthemum leucanthemum*. Die angeführten Rosaceen sind typische Konkavscheibenwurzler auf der Alchemillawiese.

6. K o m b i n a t i o n d e r S c h e i b e n- u n d S c h m a l- z y l i n d e r- bzw. Keulenform (in den oberflächlichsten Bodenschichten ein sehr breites Wurzelsystem, dazu aber noch ein in schmäler Form beginnendes Tiefwurzelsystem). Vertreter: *Carex Goodenowii*, Individuen von *Galium verum* und *Campanula rotundifolia* mit langen Ausläufern.

7. V e r s c h i e d e n e g a n z a s y m m e t r i s c h e F o r- m e n und zwar als Asymmetrie z.B. der Keulen-, Zylinder- und Scheibenformen. Wegen der grossen Veränderlichkeit von Individuum zu Individuum dürften diese Formen kaum näher klassifizierbar sein. Vertreter: *Viola canina*- (Abb. 18 a), *Pimpinella saxifraga*- (Abb. 19 b), *Knautia arvensis*- und *Hypochoeris maculata*- Individuen (Abb. 21 a-c bzw. 23), auch *Campanula patula*.

Von den Typen 1-4 lassen sich schmale und breite Formen unterscheiden.

Den aufgestellten Typen ist wohl keine grössere Bedeutung zuzumessen. Jedenfalls dürften sie sich in zahlreichen Fällen recht gut zu einer kurzen Charakterisierung des Wurzelraumes einer gegebenen Pflanzenart auf natürlichen Standorten eignen.

F. GRÖSSE DES WURZELRAUMES.

Schon Tiefe und Breite des Wurzelgerüsts geben eine ungefähre Vorstellung von der Rauminanspruchnahme eines gegebenen Wurzelsystems. Dies schwebt wohl ROTMISTROFF (1926, Tab. IV) vor, wenn er den »Koeffizienten des Wurzelsystems» als ein »Produkt aus Tiefe und Breite, in cm, des Wurzelsystems» ausrechnet und diese Koeffizienten als Vergleichswerte der Bodenannektierung vorlegt. Es leuchtet indessen, wenn wir die häufigen grossen Abweichungen der Wurzelraumform von der \pm zylindrischen Form in Betracht ziehen, leicht ein, dass die Wurzelkoeffizienten, so brauchbar sie oft auch sein mögen, in gewissen Fällen das Volumen des Wurzelgerüsts sehr falsch widerspiegeln. Gilt es das Raumbedürfnis bzw. die Raumbenutzung der Wurzelsysteme miteinander zu vergleichen, so ist es sachdienlich, den wirklichen Kubikinhalt des Wurzelraumes so genau wie möglich auszurechnen.

Wären die einzelnen Wurzelsysteme wirklich ganz radiär-symmetrisch gebaut, dann wäre das Berechnen des Wurzelraumvolumens eine sehr leichte Aufgabe. In der Wirklichkeit führen aber einzelne Wurzelverästelungen oder einzelne abweichend lange oder abweichend gerichtete Nebenwurzeln nicht selten kleinere Störungen der ideal-einfachen geometrischen Formen herbei. Die wirkliche Form des Wurzelraumes muss natürlich bei Volumbestimmungen nach Möglichkeit berücksichtigt werden.

Von nicht wenigen Wiesenpflanzenarten wurden so radiär-symmetrische Wurzelsysteme angetroffen, dass die Volumbestimmung sich mit für unsere Zwecke genügender Genauigkeit ausführen liess. Die Resultate dieser Bestimmungen werden untenstehend vorgelegt. Die Angaben gelten meistens nur für ein einziges, repräsentatives Wurzelsystem auf jedem Wiesenstandort, in einzelnen Fällen für zwei. Auch für einige asymmetrische Wurzelgerüste wurde der Rauminhalt durch approximatives Kubieren des Volumens mehrerer verschiedener Abschnitte ihrer Wurzelsysteme berechnet.

Die erhaltenen Kubikdezimeterwerte des Wurzelraumes sind folgende:

	Antennaria- wiese	Nardus- wiese	Alchemilla- wiese
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	6.7	4.7; 2.4	3.0; 1.4
<i>Agrostis capillaris</i>	23.0	7.9	2.7
<i>Deschampsia caespitosa</i>	—	—	(155) ¹
<i>D. flexuosa</i>	79	34; 34	33.5; 22.3
<i>Festuca rubra</i>	50.2	18.9; 14.1	7.2; 4.4
<i>F. ovina</i>	72.0	(14)	2.9; 1.0
<i>Nardus stricta</i>	(169)	—	(150) ¹
<i>Luzula multiflora</i>	1.58; 3.2	3.6	3.5
<i>Polygonum viviparum</i>	—	—	6.4
<i>Trollius europaeus</i>	—	—	60.7
<i>Ranunculus auricomus</i>	—	—	9.2; 8.5
<i>Potentilla argentea</i>	9.7	—	—
<i>P. erecta</i>	—	(4)	4.3
<i>Filipendula ulmaria</i>	—	—	(40)

¹ Dieser Wert wurde unter der Voraussetzung berechnet, dass die Wurzeltiefe 65 cm beträgt und dass der von den Senkwurzeln eingenommene Wurzelraum bis zu dieser Tiefe hinab eine Zylinderform hat.

	Antennaria- wiese	Nardus- wiese	Alchemilla- wiese
<i>Trifolium spadiceum</i>	(0.1)	0.1	0.1
<i>Linum catharticum</i>	—	0.1	0.2
<i>Pimpinella saxifraga</i>	21.8	1.0; 0.3	0.3
<i>Myosotis micrantha</i>	0.2	—	—
<i>Veronica verna</i>	0.1	—	—
<i>Achillea millefolium</i>	42; 32	(4.5)	6.5; 1.2
<i>Chrysanthemum leucanth.</i> . .	23.3	10.8	9.3
<i>Hypochaeris maculata</i>	23.8	7.3	(6.3)

Die Grösse des Wurzelraumes ist also bei den Wiesenpflanzen äusserst verschieden. Eine Gruppe für sich bilden auch hier die kleinen Annuellen und Biennen mit schwächlichem Wurzelsystem, dessen Wurzelraum nur etwa 0.1-0.2 cdm beträgt. Das andere Extrem wird von den graminoiden Tiefwurzlern *Nardus* und *Deschampsia caespitosa* gebildet, die ein Bodenvolumen von etwa 150 cdm für sich beanspruchen. Sehr beträchtlich ist der Wurzelraum auch bei den Gross-Scheibenwurzlern, wie *Trollius* und *Filipendula ulmaria*.

Aus der früher schon hervorgehobenen grossen Verschiedenheit des Wurzeltiefganges im Zusammenhang mit der wenig variierenden Breite des Wurzelsystems folgt ohne weiteres, dass die Grösse des Wurzelraumes bei zahlreichen Pflanzenarten je nach dem Standort grosse Differenzen aufzeigt und zwar so, dass der Wurzelraum auf der Antennariawiese viel grösser ist als auf den Nardus- und Alchemillawiesen. Von den Gräsern weist *Festuca ovina* die grössten Unterschiede auf. Doch ebenso gross kann der Unterschied auch bei den Pfahlwurzlern mit auf den Frischwiesen sich reduzierendem, sehr schwach verästeltem Wurzelsystem ausmachen (*Pimpinella saxifraga*). Auf den beiden verschiedenen Frischwiesen ist der Wurzelraum derselben Pflanzenart, wie schon aus den sehr ähnlichen Wurzellängen und -Breiten folgt, merkbar gleich, jedoch oft etwas grösser auf der Narduswiese.

Dies alles steht in gutem Einklang mit der durch zahlreiche frühere Untersuchungen (vgl. in der neueren Literatur besonders WEAVER 1925 u. 1926, ebenso HOLCH 1931) wohlbekannten Tatsache, dass der Tiefgang und die allgemeine Ausbreitung des Wurzelsystems nach den Feuchtigkeitsverhältnissen des Bodens schwan-

ken und dass die Trockenheit bei zahlreichen Arten stark zu einer Vergrösserung des Wurzelraumes anregt.

Zwar sehen wir in dem obigen Verzeichnis Beispiele von Pflanzenarten, die keinen oder nur einen geringen Unterschied in der Grösse des Wurzelraumes auf dem trocknen und dem frischen Boden aufweisen. Die betr. Pflanzenarten, *Luzula multiflora* und *Trifolium spadiceum*, gehören aber zu den Arten, die auf dem trocknen Boden mehr oder weniger schlecht gedeihen und offenbar des Vermögens entbehren, eine trocknen Verhältnissen angepasste Wurzelausdehnung zu entwickeln. Pflanzenarten, die auf den verschiedenen Wiesenstandorten mit im grossen und ganzen gleich grossem Wurzelraum gut auskommen, sind aber ebenfalls vorhanden. Solche Arten, von welchen jedoch das Volumen des Wurzelraumes nicht bestimmt wurde, sind wenigstens *Cerastium caespitosum* und *Ranunculus polyanthemus*.

Von wiesenähnlichen Standorten hat früher ANDERSON (1927, S. 113) Angaben über die approximative Grösse des Wurzelraumes vorgebracht. Die von ihr mitgeteilten Volumgrössen variieren zwischen 0.3 und 24 cdm; die Gräser fehlen in ihrem Pflanzenverzeichnis. Von den unsrigen Arten ist nur *Linum catharticum* vertreten. Auf dem englischen Kalkboden beträgt sein Wurzelraum 0.5 cdm, auf unserer Wiese 0.2 cdm. Es sei erwähnt, dass SALISBURY (1922, S. 402) für die Ephemeriden der englischen Dünen als Wurzelraum 0.16–0.75 cdm angibt, was mit den unsrigen Angaben über Wiesenephemeriden nicht schlecht harmoniert.

VIII. VERTEILUNG DER GESAMTEN WURZEL- MENGE AUF DIE VERSCHIEDENEN TIEFEN DES WIESENBOSENS.

Die allgemeine Tiefenverteilung der Wurzeln im Wiesenboden wurde schon durch Freilegen der Wurzelsysteme aller wichtigeren auf unseren drei Spezialflächen vorkommenden Wiesenpflanzen ermittelt. Um aber die Kenntnis über die Tiefenverhältnisse der Wurzeln noch zu vervollständigen, wurden quantitative Untersuchungen in verschiedenen Bodentiefen ausser auf den Spezial-Wiesenflächen auch auf einigen anderen, auf S. 16 u. 20 kurz beschriebenen Wiesensiedlungen ausgeführt.

Aus 20 × 20 qcm grossen und 5 bzw. 10 cm dicken Bodenscheiben, die serienweise von der Oberfläche bis zu den äussersten Wurzeltiefen genommen wurden, wurden alle unterirdischen Pflanzenteile sorgfältig ausgewaschen (s. S. 25), in trockenem Zustande noch mit den Fingern nachgereinigt und dann lufttrocken (sehr trocken) gewogen. Leider erwies es sich nicht als möglich, ohne übermässigen Zeitaufwand die Wurzeln von den unterirdischen Sprossen absolut genau zu trennen. In den Gewichtsangaben ist deshalb nicht nur das Wurzelgewicht sondern auch das Gewicht der Rhizome miteingegriffen. Dessenungeachtet und trotz gewissen Fehlerquellen (s. S. 26) sowie der äusserst geringen Anzahl der Probeflächen dürften die Gewichtsbestimmungen, deren Resultate in Tab. 7 zusammengestellt sind, die Tiefenverteilung der Wurzelmenge im Wiesenboden recht befriedigend veranschaulichen. Es ist nur in Betracht zu ziehen, dass hauptsächlich in der obersten Bodenschicht die Rhizome einen nicht unbedeutenden Anteil an der »Wurzelmasse« haben.¹

¹ Rhizome wurden im Antennariaboden nur in der obersten Schicht angetroffen (in der Probe hauptsächlich Wanderrhizome von *Poa angusti-*

Tabelle 7. Gewicht der Wurzeln (und Rhizome) in 20×20 qcm grossen Bodenproben in verschiedenen Tiefen des Wiesenbodens.

Bodentiefe cm	Trocken- wiese			Frischwiesen						Feuchtwiesen			Nasswiese								
	Antennaria- wiese			Nardus- wiese			Alchemillawiese						Desch. caesp.- Carex Good.- Filipendula- Climacium- Wiese			Nardus - Carex Good.- Viola pal.- Sphagnum- Wiese			Agrost. can.- Carex Good.- Comarum- Drepanocl.- Wiese		
							A			B											
	g	%		g	%		g	%		g	%		g	%		g	%		g	%	
0-5	22.8	56.6		11.1	61.9		29.9	64.0		46.1	77.7		34.7	64.1		32.5	56.8		32.7	46.4	
5-10	4.7	11.6		3.8	21.2		10.8	23.1		6.3	10.6		10.5	19.4		10.8	18.9		23.5	33.3	
10-15	3.0	7.5		1.9	10.6		3.5	7.5		4.5	7.6		2.8	5.2		5.2	9.1		5.0	7.1	
15-20	2.0	5.0		0.3	1.7		0.9	1.9		0.6	1.0		1.1	2.0		3.1	5.4		4.9	7.0	
20-30	2.3	5.7		0.4	2.3		0.9	1.9		0.9	1.5		1.5	2.8		2.4	4.2		4.6	2.3	
30-40	2.4	6.0		0.3	1.7		0.4	0.9		0.3	0.5		1.7	3.1		1.5	2.6		1.7	2.4	
40-50	1.4	3.5		0.1	0.6		0.2	0.5		0.2	0.3		0.5	0.9		0.6	1.0		0.5	0.7	
50-60	0.8	2.0		0.02	0.1		0.06	0.1		0.3	0.5		0.3	0.5		0.5	0.9		0.3	0.4	
60-70	0.3	0.7		—	—		0.04	0.1		0.1	0.2		0.7	1.3		0.3	0.5		0.14	0.2	
70-80	0.2	0.5		—	—		0.01	0.03		0.03	0.05		0.3	0.5		0.2	0.4		0.09	0.1	
80-90	0.2	0.5		—	—		—	—		—	—		0.1	0.2		0.1	0.2		0.05	0.1	
90-100	0.1	0.2		—	—		—	—		—	—		—	—		—	—		—	—	
100-110	0.04	0.1		—	—		—	—		—	—		—	—		—	—		—	—	
110-120	0.03	0.1		—	—		—	—		—	—		—	—		—	—		—	—	
0-120	40.3	100.0		17.9	100.1		46.7	100.0		59.3	100.0		54.2	100.0		57.2	100.0		70.5	100.0	

Bei näherer Betrachtung zunächst der Angaben von unseren drei Spezialwiesen, den *Antennaria*-, *Nardus*- und *Alchemilla*wiesen, lässt sich auch auf Grund der Wurzelgewichte die allgemeine seichte Wurzelverbreitung feststellen, zugleich aber auch der deutliche Unterschied zwischen der *Antennaria*wiese und den *Nardus*- und *Alchemilla*wiesen. Auf die obersten 10 cm des *Antennaria*bodens entfallen 68 Gewichts-% (davon $\frac{1}{5}$ auf die verdickten Basalteile der Pfahlwurzeln), auf die gleiche Bodentiefe der *Nardus*- und *Alchemilla*wiesen 83–88 %. Für die obersten 15 cm sind die entsprechenden Werte 76 bzw. 94–96 %. Das stimmt ja mit unseren früheren Befunden recht gut überein, ebenso auch der Prozentwert 17 in der Bodentiefe von 15–40 cm der *Antennaria*wiese, mit den entsprechenden Werten der Frischwiesen, 3–6 %, verglichen. Noch in einer Tiefe von 40–60 cm weist die *Antennaria*wiese den Prozentwert 5.5 auf, die Frischwiesen aber nur 0.6–0.8 %. Auf den Frischwiesen bemerken wir etwa bei 15 (12?) cm eine plötzliche Verminderung der

folia, diese aber recht reichlich; es sei bemerkt, dass die basalsten Teile der Pfahlwurzeln z.B. bei *Pimpinella saxifraga* Stammbildungen darstellen), so auch mit unbedeutenden Ausnahmen auf den Frischwiesen. Auf den Feucht- und Nasswiesen sind Rhizome noch in der zweiten Schicht recht reichlich vorhanden; nicht wenig trifft man solche (*Equisetum arvense*) auch bis zu den grössten Tiefen an.

Die dicken Rhizome (z.B. diejenigen von *Alchemilla*, *Geum* und *Filipendula*, die älteren Rhizome von *Polygonum viviparum*, *Rumex acetosa*, *Potentilla erecta* und *Knautia*, usw.) wurden in den Bodenproben auch gesondert gewogen und wiesen folgende Gewichte auf (alle in der obersten Bodenschicht, 0–5 cm): auf der *Nardus*wiese 2.0 g (dazu noch zahlreiche Rhizome von *Vaccinium vitis idaea*), auf der *Alchemilla*wiese 4.4 g (A) bzw. 4.5 g (B), auf der *Deschampsia*–*Filipendula*-Wiese 4.5 g und auf der *Nardus*–*Carex*–*Sphagnum*-Wiese 3.1 g. — Es sei auch das Gewicht der dicken Pfahlwurzeln auf der *Antennaria*wiese hier angegeben: in einer Tiefe von 0–5 cm 3.4 g, bei 5–10 cm 1.4 g, bei 10–15 cm 1.2 g, tiefer noch weniger.

In diesem Zusammenhang sei auch erwähnt, dass vor dem Wägen der Wurzelproben aus diesen einige mehr oder weniger dünne Baum- und Strauchwurzeln entfernt wurden, und zwar aus ein paar Proben der *Antennaria*wiese aus der Tiefe von 30–80 cm (Kiefernwurzeln), aus der 60–70 cm tief genommenen Probe der *Nardus*wiese (keine anderen Wurzeln; Gewicht 0.05 g) und aus 3 Proben der *Nardus*–*Carex*–*Sphagnum*-Wiese (*Salix bicolor*-Wurzeln), aus den Tiefenlagen 0–5 cm (3.2 g), 5–10 cm (0.3 g) und 60–70 cm (4.0 g).

Wurzelmenge, auf der Trockenwiese lässt sich aber nichts entsprechendes gewahren. Die maximalen Tiefen erwiesen sich erwartungsgemäss auf den Trocken- und Frischwiesen nicht wenig verschieden und zwar erstreckten sich die tiefstgehenden Wurzeln (*Knautia arvensis*) auf der Antennaria-wiese ein wenig tiefer, als beim Ausgraben der einzelnen Wurzelsysteme gefunden wurde. In der untersuchten Probenreihe von der Narduswiese war die Höchsttiefe um etwa 10 cm kleiner als auf ein paar anderen Stellen, wo die äusserste Wurzeltiefe von *Deschampsia caespitosa* und *Nardus* mittels der Sieb- und Spülmethode ermittelt wurde.

Um einen gewissen Einblick in die Tiefenverteilung der Wurzeln auch auf andererlei Wiesen zu gewinnen, wurde das Wurzelgewicht in Böden einiger Feucht- und Nasswiesensiedlungen, die sich unweit von unseren drei Spezialwiesensiedlungen befinden, bestimmt. Aus Tab. 7 ist ersichtlich, dass auch auf diesen Wiesen die Wurzeln und Rhizome überwiegend seicht verlaufen, indem in einer Tiefe von 0–10 cm ihr Gewichts-% 76–84, in einer Tiefe von 0–15 cm 85–89 % beträgt. Auf jeden Fall ist hier ein etwas grösserer Teil der Wurzelmenge als auf den Frischwiesen in Tiefenlagen unterhalb 15 cm verlegt, und auch die äusserste Wurzeltiefe ist grösser. Die Wurzeln verlaufen auf den untersuchten Feuchtwiesen, besonders aber auf der Nasswiese, zu einem bedeutenden Teil unterhalb der Grundwasserspiegels (vgl. die Angaben über den Grundwasserstand S. 15). Alles dies dürfte seine Erklärung in dem Umstand finden, dass auf diesen Wiesen als dominierende Arten Cyperaceen und *Equisetum arvense* bzw. auch *Nardus stricta* und *Deschampsia caespitosa* auftreten (s. S. 20), die ausgeprägte Tiefwurzler sind und wahrscheinlich dank der gut entwickelten Luftkanäle ihrer Wurzeln bzw. Rhizome ihre unterirdischen Teile weit hinein in den wasserdurchtränkten Boden senken können.

Das in Tab. 7 zusammengestellte Material dürfte zur Entscheidung der in der Literatur (s. die Zusammenstellungen bei KRAUS 1911, S. 329 ff., und OSVALD 1919, S. 330 ff.) verschieden beantworteten Frage nach der Tiefenverteilung der Wurzeln im Wiesenboden gewisse Beiträge liefern können. Auf allen 6 von uns untersuchten Wiesen, sie mögen Wiesen des trocknen oder frischen, des feuchten

oder nassen Bodens sein, ist der hauptsächlichste Gewichtsanteil der Wurzeln in der obersten 15 cm dicken Bodenschicht vorhanden, auf allen Wiesen sind aber auch tief gehende Wurzeln gelegen, am reichlichsten auf der Trockenwiese. Hier verlockt ja die Trockenheit und gute Durchlüftung des Bodens zahlreiche Arten zur Tiefwurzeligkeit, auf den anderen Wiesen sind die grossen Wurzeltiefen durch die starke Neigung einiger Gramineen (*Nardus* und *Deschampsia caespitosa*) bzw. gewisser Cyperaceen (und *Equisetum arvense*), einen Teil ihrer Wurzeln wirklich tief gehen zu lassen, bedingt.

Es dürfte angebracht sein, hier ausdrücklich zu bemerken, dass man aus den Angaben der vorliegenden Tabelle natürlich nicht den verschiedenen Anteil der absorptionsfähigen Wurzelteile herauslesen kann. In den obersten Schichten, besonders in der allerobersten, entfällt ja auf die älteren, oft verdickten Basalteile der Wurzeln der grösste Gewichtsanteil. Aber auch in den allerobersten Schichten sind, wie schon früher (S. 144) hervorgehoben wurde, sehr zahlreiche, ja sogar die allermeisten Wurzelspitzen vorhanden. Es sei erwähnt, dass in den Zisternenkulturen OSVALDS (1919) mit Wiesengräsern auf Moorboden, wo die Wurzeln 30–80 (110) cm tief hinabdrangen, den Hauptanteil des Gewichts aber in einer Tiefe von 0–10 cm aufwiesen, nach der Ansicht OSVALDS (l. c. S. 374) der Anteil der absorptionsfähigen Fläche »hier sicherlich ebenso gross im Verhältnis zum Gewicht wie weiter unten war«. Auch in den Freilandkulturen KRAUS' (1911, S. 341) mit Wiesengräsern war »zu oberst auf 1–2 cm Tiefe ein ausserordentlich dichter Wurzelfilz vorhanden«.

In diesem Zusammenhang sei daran erinnert, dass auch unter den Wasserpflanzen, die doch überwiegend Seichtwurzler sind, tiefbewurzelte Arten vorkommen (vgl. MURÉN 1934, S. 48 u. 55). Es ist also ausdrücklich hervorzuheben, dass der Tiefgang der Wurzeln nicht nur vom Standort abhängt, sondern auch von den an der Vegetation beteiligten Pflanzenarten. Zum richtigen Verstehen des Wurzeltiefganges auf verschiedenen Standorten müssen wir also zu einer sorgfältigen Untersuchung der einzelnen Arten greifen.

Obwohl die Probestellen, von welchen die von uns gewogenen Wurzelmengen stammen, nur gering an Zahl und sehr klein sind,

dürften sie immerhin als ein Beweis für ein sehr bedeutendes Gewicht der Wurzeln und der unterirdischen Pflanzenteile überhaupt in einem alten Wiesenboden gelten können. Indem nämlich das lufttrockne Heu pro qm auf den betr. Trocken-, Frisch- und Feuchtwiesen ein Gewicht von 118–270 g hat¹, beträgt das Gewicht der unterirdischen Pflanzenteile nach den Angaben unserer Tabelle pro qm berechnet 144–1,483 g. Wir sehen, dass das Lufttrockengewicht der Wurzeln und Rhizome das der oberirdischen Pflanzenteile sogar mehrmalig übertreffen kann. Wegen der Knappheit unseres Materials und gewisser anderer Mängel desselben sei hier auf das Gewichtsverhältnis zwischen den unter- und oberirdischen Pflanzenteilen auf den verschiedenen Wiesen indes nicht näher eingegangen. Doch sei bemerkt, dass nach unserem Material das Wurzelgewicht im Verhältnis zum Luftsprossgewicht ganz erwartungsgemäss (vgl. z.B. SEELHORST 1898, S. 57) die grösste Verhältniszahl (8 : 1) auf der Trockenwiese aufzuweisen hat.

¹ Als Mittelwert von drei Probeflächen zu 1 qm (s. S. 17) auf der Antennariawiese 118 g, auf der Narduswiese 188 g, auf der Alchemillawiese 234 g, auf der *Deschampsia caespitosa* – *Carex Goodenowii* – *Filipendula* – *Climacium*-Wiese 232 g und auf der *Nardus* – *Carex Goodenowii* – *Viola palustris* – *Sphagnum*-Wiese 270 g. Hierbei ist jedoch zu beachten, dass das Gewicht des (sehr kurzen) Stoppels in den angegebenen Werten (gleichwie auch in den Wurzelgewichten) nicht berücksichtigt worden ist.

IX. KAUSALES ÜBER DIE GRÖSSE DER WURZEL- TIEFE AUF DEN VERSCHIEDENEN WIESEN- STANDORTEN.

Unter den Bewurzelungsverhältnissen, die in den Abschn. VII und VIII behandelt worden sind, beanspruchen die im Wurzeltiefgang auf den verschiedenen, von uns untersuchten Wiesenflächen beobachteten grossen Unterschiede ein besonderes Interesse. Die kausalen Probleme dieser Verhältnisse konzentrieren sich um die Faktoren, durch welche die sehr häufige tiefe Bewurzelung auf der Antennariawiese und der überwiegend flache Wurzelverlauf auf den Nardus- und Alchemillawiesen bedingt erscheinen. Aber auch die nicht seltenen Abweichungen von den allgemeinen Tiefenverhältnissen der Wurzelsysteme in den betr. Wiesenböden erfordern ursächliche Auslegungen.

Es ist ohne weiteres klar, dass die Wurzeltiefe auf natürlichen Wiesenstandorten von sehr komplizierten Faktorenkonstellationen abhängig ist. Folglich lassen sich, besonders in Ermangelung experimentell-ökologischer Daten aus Wiesenböden, hauptsächlich nur Andeutungen über diejenigen Faktoren machen, auf welchen die den Wurzeltiefgang bestimmenden Längen- und Richtungsverhältnisse der Wurzeln beruhen.

A. ANTENNARIAWIESE.¹

Wie man überhaupt auf trocknen und tiefgründigen, aber nicht allzu trocknen Böden festgestellt hat, gehen auch in dem mehr oder

¹ Auf der Antennariawiese wird die Wurzeltiefe bei einigen Pflanzenarten, in erster Hand bei *Ranunculus polyanthemus* und *Alchemilla pastoralis*, aber auch bei *Carex pallescens*, *Potentilla argentea* und *Leontodon hispidus* oft durch Wurzelschädigungen, verursacht durch Larvenbiss (Maikäferlarven), teilweise auch durch Absterben der Wurzelspitzen infolge der Bodentrockenheit, beeinträchtigt. Diese Verhältnisse lassen wir hier ausser acht und verweisen auf die Spezialbeschreibungen der betr. Arten.

weniger trocknen (s. S. 10) und gut durchlüfteten (s. S. 167) Boden der Antennariawiese die Wurzeln I Ordnung bei den meisten Pflanzenarten mehr oder weniger vertikal in die Tiefe. Der positive Geotropismus scheint hier bei der Mehrheit der Wurzelsysteme ungestört oder jedenfalls überlegen zu wirken und in dem Masse, wie die Wurzeln der verschiedenen Pflanzenarten zu einem bedeutenden Längenwachstum unter den gegebenen edaphischen Bedingungen fähig sind, werden von ihnen bedeutende Bodenschichten vertikal durchwachsen. Wegen der Trockenheit und relativ grossen Nährstoffarmut des Bodens spielt diese Fähigkeit, die bekanntlich je nach der Pflanzenart und besonders der Günstigkeit des Wasserfaktors wechselt, eine grosse Rolle. Mehrere von den Pflanzenarten der Antennariawiese, sowohl Pfahl- als Nebenwurzler, entwickeln sich im Besitz dieses Vermögens zu wirklichen Tiefwurzlern. Bis auf unbedeutende Ausnahmen gedeihen diese tief bewurzelten Pflanzen gut; unter ihnen erkennen wir die meisten Konstanten der betr. Wiesensiedlung, die zugleich allgemein bekannte Vertreter der Trockenwiesenflora sind. Auch von den Pflanzenarten mit mitteltiefem, positiv geotropisch gerichtetem Wurzelsystem gedeihen die meisten befriedigend. Es kommen aber auch einige Pflanzenarten mit ganz ausgeprägt orthogeotropischen Wurzeln vor, die nur sehr seicht bewurzelt sind. Die betr. drei Arten sind sämtlich kleine Hapaxanthen, von denen zwei verhältnismässig gut hier wachsen. Diese zwei Arten (*Myosotis micrantha* und *Veronica verna*) sind Herbstannuellen bzw. Frühlingsephemären. Eine Erklärung zum Fortkommen ähnlicher Gewächse auf trocknen Standorten sieht man bekanntlich in ihrer Kurzfristigkeit und darin, dass ihre Vegetationsperiode in die relativ feuchten Jahreszeiten verlegt ist.

Auf der Antennariawiese begegnet man aber auch mehreren perennierenden Pflanzenarten mit seichter oder sogar sehr seichter Bewurzelung. Nur bei wenigen von ihnen (*Viola canina*; *Cerastium caespitosum* und *Trifolium repens* zum Teil) verhält sich das Wurzelsystem in gewöhnlicher Weise mehr oder weniger positiv geotropisch, und die seichte Lage stellt nur eine natürliche Folge von der Kürze der Wurzeln dar. Bei der Mehrzahl der Arten nimmt man aber wahr, dass ihre Wurzeln, besonders die längeren, eine grössere Tiefe ausdrücklich meiden und zwar in der Weise, dass die Wurzeln I Ordnung schräge Stellungen zum Lote oder sogar waagerechte

Richtungen einnehmen (bei *Luzula multiflora* ist das Längenwachstum der vertikalen Wurzeln nicht wenig gehemmt); ganz überwiegend handelt es sich hierbei um Nebenwurzelssysteme, doch fehlen auch die Hauptwurzeln nicht völlig (s. *Cerastium caespitosum*, S. 52; vgl. auch *Trifolium repens*, S. 69, und *T. pratense*, Abb. 11). Es steht kaum ausser aller Möglichkeiten, dass wir es bei den flachstreichenden Nebenwurzeln gewisser Pflanzenarten mit der Ausdrucksform eines Transversalgeotropismus (vgl. PORODKO 1924) oder mit Übergängen zwischen transversalem und positivem Geotropismus zu tun haben; bei den meisten Arten dürfte dies aber auf jeden Fall ausgeschlossen sein. Aller Wahrscheinlichkeit nach schalten bei der Mehrzahl der betr. Arten andere Tropismen den Geotropismus des Wurzelsystems mehr oder weniger stark aus. Ob man aber in den waagerechten oder schrägen Stellungen überwiegend hydrotropisch oder inbetreff gewisser Wurzelsysteme chemotropisch bedingte Reizlagen zu ersehen hat, lässt sich natürlich nur experimentell entscheiden. Besonders die hydrotropische Reizbarkeit ist ja bei den Wurzeln eine weit verbreitete Eigenschaft, und die hydrotropischen Reaktionen sind wie bekannt nicht selten so stark, dass sie andere Reize, u.a. geotropische, zu unterdrücken vermögen. Dass die relativ gute Wasserführung der oberflächlichsten, humushaltigen Bodenschicht, wo alles Regenwasser zuerst aufgenommen und am längsten festgehalten wird, in dem trocknen Antennariaboden zu hydrotropischen Richtungsreaktionen der Wurzeln anlockt, lässt sich mithin leicht denken. Eine durch vorteilhafte Wasserkapazität der Bodenkrume bedingte kräftige Horizontalerstreckung der Wurzelsysteme auf trocknen Standorten ist ja mehrmals u.a. von WEAVER in seinen gründlichen Untersuchungen (1919, z.B. S. 79 u. 108; 1920, S. 146) beobachtet und hervorgehoben worden. Inbetreff der eventuellen Bedeutung der relativen Reichlichkeit an organischen Stoffen und Nährsalzen (Tab. 4, S. 12) für die Wurzel Ausbildung und den Wurzelverlauf im Antennariaboden gilt im grossen und ganzen das im Anschluss an den Frischwiesenboden S. 172 Gesagte.

Hinsichtlich der meisten hier in Frage stehenden perennierenden Flachwurzeln der Antennariawiese ist auch in diesem Zusammenhang ausdrücklich zu betonen, dass sie auf dem Antennariaboden nicht gut gedeihen, nicht einmal diejenigen, die hier ein mehr positiv

geotropisch eingestelltes, grösseren Tiefen zustrebendes Wurzelsystem entwickeln als auf den Frischwiesen (S. 138 u. 143). Die meisten der betr. Pflanzenarten sind denn auch keine eigentlichen Bewohner der Trockenwiesen, sondern sind auf der Antennariawiese als mehr oder weniger standortsfremd zu betrachten. Nur eine einzige Pflanzenart, und zwar *Stellaria graminea*, ist hier sehr häufig und gehört sogar zu den Konstanten der Antennariawiese. Die meisten von ihren z.T. recht langen Wurzeln kriechen sehr oberflächlich, in der humusreichsten Erdschicht. Auch ein bedeutender Teil mehrerer anderer längeren Wurzeln bei den betr. Seichtwurzeln befindet sich hier dicht unterhalb der Oberfläche. Dasselbe gewahrt man übrigens auch bei einigen mässig tief bewurzelten Pflanzenarten, indem einige lange Nebenwurzeln oder sogar besonders lange Hauptwurzelsäste (s. Abb. 7) ihrer ganzen Länge nach sehr oberflächlich verlaufen. Es sei auch bemerkt, dass hier Fälle, wo eine lange, seicht streichende Nebenwurzel sich in ihren apikalen Teilen der Oberfläche mehr nähert als in den basalen, nicht fehlen (z.B. bei *Alchemilla pastoralis* beobachtet). In allen ähnlichen Fällen denkt man natürlich am nächsten an hydrotropisch bzw. chemotropisch bedingte Richtungsablenkungen der Wurzeln.

Obwohl unsere Aufmerksamkeit in diesem Zusammenhange auf die allgemeine Tiefenerstreckung der Wurzelsysteme gerichtet ist, sei doch, u.a. in Hinblick auf die Angaben der Tab. 7, S. 154, nebenbei auch auf die allgemeine schwächere oder kräftigere Ausbildung des Wurzelsystems in verschiedenen Bodentiefen hingewiesen. Die allgemeine Wurzelmenge in den verschiedenen Horizontalschichten des Bodens ist nicht nur von tropistischen Reizen, sondern wie zahlreiche Untersuchungen es zeigen (vgl. aus der neueren Wurzelliteratur insbesondere WATERMAN 1919, WEAVER 1919, 1925 u. 1926, und ROTMISTROFF 1926, z.B. Abb. 7; s. auch u.a. LUNDEGÅRDH 1925, S. 221), auch von den allgemeinen Feuchtigkeits- und Nährstoffbedingungen des Bodens sehr stark abhängig. Auch auf unserer Antennariawiese ebenso wie auf den Frischwiesen akkommodiert sich die Wurzelentwicklung in ihren Verästelungsverhältnissen ohne Zweifel dem Wasserfaktor und dem Nährstoffreichtum, was in zahlreichen Fällen zu einer besonderen Kräftigung der Wurzelbildung in den oberflächlichsten Bodenschichten führt. Alle Pflanzenarten verhalten sich indes nicht gleich. Es

sei hier nur an einige Pfahlwurzler (S. 144) erinnert, die erst in den grösseren Bodentiefen die kräftigste Wurzelverästelung aufweisen.

B. NARDUS- UND ALCHEMILLAWIESEN.

Auf den Nardus- und Alchemillawiesen sind die Bewurzelungsverhältnisse, wie wir früher bereits kennengelernt haben, im grossen und ganzen sehr ähnlich. Auf beiden Wiesen herrscht, obwohl der Grundwasserspiegel erst in einer Tiefe von 58–108 cm liegt, eine ausgeprägte Flachwurzelligkeit. Bei gewissen Nebenwurzlern kriechen einige Wurzeln sogar mehr oder weniger oberflächlich, in der losen Förnaschicht oder am Grunde der Moosstämmchen, und auf der Alchemillawiese wird die Flachwurzelligkeit so durchgreifend, dass einige bekannte Pfahlwurzelpflanzen hier ganz allgemein als typische Seichtwurzler auftreten können, indem sie ihre Hauptwurzel sich mehr oder weniger waagrecht in geringer Tiefe erstrecken lassen. Zwar trifft man hier auch senkrecht abwärts gerichtete und sogar bedeutende Tiefen erreichende Wurzeln I Ordnung an, die Mehrheit der Wurzeln, wenigstens der relativ langen, scheint aber von der durch den positiven Geotropismus bestimmten vertikalen Richtung mehr oder weniger stark abgelenkt zu werden. Wie schon hinsichtlich der Richtungsabweichungen der Nebenwurzeln auf der Antennariawiese bemerkt wurde (S. 161), könnten sie möglicherweise in gewissen Fällen mehr oder weniger transversalgeotropisch bedingt sein. Der Transversalgeotropismus der Wurzeln I Ordnung ist aber eine so wenig bekannte Erscheinung, dass wir hier von ihr absehen müssen und folglich gezwungen sind, die Ursachen zu der waagerechten oder schrägen Erstreckung der Wurzeln in anderen Faktoren zu suchen.

Bekanntlich ist der seichte Wurzelverlauf nicht nur auf Böden, wo er durch mechanische Hindernisse wie Flachgründigkeit oder übermässige Steinigkeit, ferner durch hohen Grundwasserstand (Moorböden) oder sommerliches Bodeneis hervorgerufen wird, sondern auch auf tiefgründigen, an keiner hinderlichen Nässe leidenden Standorten eine häufige Erscheinung. Man kennt ihn besonders aus Wäldern, wo die häufige Flachwurzelligkeit der Waldbäume schon längst die Aufmerksamkeit der Forstbotaniker auf sich gelenkt hat, aus Obstgärten (s. z.B. die schöne Arbeit von

KVARAZKHELIA 1931) und von Frisch- und Feuchtwiesen, wo die flache Wurzelausbreitung als bekannte Tatsache bezeichnet wird (KLAPP, STÄHLIN u. WACKER 1934, S. 548).

Die Ursache zu der Verflachung des Wurzelverlaufs in den Wäldern, Obstbaumkulturen und auf den Wiesen erblickt man meistens hauptsächlich in einer ungenügenden Durchlüftung des Bodens, obwohl zugleich auch andere Faktoren hinzugezogen werden. Aus der Literatur liessen sich zahlreiche, wenngleich nur selten auf exakte Untersuchungen gegründete Äusserungen über die ausschlaggebende Bedeutung der schlechten Durchlüftung für die Entstehung der Flachwurzeligkeit anführen. Aus der einschlägigen Literatur betr. die Wiesenpflanzen sei nur auf die vortreffliche Arbeit »Untersuchungen zu den biologischen Grundlagen des Grasbaues. I. Der Wurzelverlauf der Gräser« von KRAUS (1911, S. 389 ff.) hingewiesen. KRAUS referiert zuerst die klassischen Untersuchungen WOLLNYS über die sich unter einer ausdauernden Grasdecke abspielenden Veränderungen und Vorgänge, die eine Verminderung der Temperatur, Feuchtigkeit und ganz besonders der Durchlüftbarkeit im alten Wiesenboden hervorrufen. Die geringe Durchlüftung wird von WOLLNY »auf die allmählich fortschreitende Verdichtung des Bodens und die Durchwurzelung der Hohlräume der Erde zurückgeführt, sie kann für die Vorgänge in der Erde und für das Wurzelleben umsomehr nachteilig werden, als der Boden an organischen Rückständen zunehmend reicher wird, die Zersetzung der organischen Substanz Sauerstoff beansprucht, die zunehmende Humusanreicherung die Wasserkapazität erhöht, was wieder die Durchlüftung herabsetzt.« Sich auf diese Auffassung WOLLNYS stützend äussert sich KRAUS (1911, S. 390) über die Wurzelverhältnisse der ausdauernden Grasflächen in folgender Weise: »Hinsichtlich des Wurzelverlaufs wäre aus den mitgeteilten Feststellungen zu schliessen, dass bei älteren Wiesen eine Verflachung des Wurzelwerks eintritt, da die Bedingungen der Wurzelverbreitung in den tieferen Schichten sehr ungünstig erscheinen und, wenn die Pflanzen der Narbe ein schwächeres Wachstum erhalten, die Erzeugung stärkerer und längerer Wurzeln zurückgehen muss.«

Früher wurde die schlechte Durchlüftung allgemein mit einer ungenügenden Sauerstoffzufuhr identifiziert. In neuester Zeit

ist aber, besonders durch die zusammenfassenden Arbeiten ROMELLS (1922), BORNEMANNs (1923, S. 73 ff.) und ganz speziell LUNDEGÄRDHs (1924, 162 ff.; 1925, S. 262 ff.) die Aufmerksamkeit daneben auch auf einen anderen Faktor gelenkt worden. Es handelt sich bei dem schädlichen Einfluss der mangelhaften Durchlüftung sehr oft, vielleicht meistens um zu hohe Kohlensäurekonzentrationen. Die Wurzeln der Pflanzen scheinen nämlich im allgemeinen weniger empfindlich gegen eine geringe Sauerstoffzufuhr als gegen zu hohe Konzentration von Kohlensäure in der Bodenluft zu sein. Da Mangel an Sauerstoff und Überschuss an Kohlensäure zumeist Hand in Hand gehen, kann es manchmal schwierig sein zu entscheiden, welchem von diesen Faktoren die grössere Bedeutung zukommt; in der Regel wird aber nach LUNDEGÄRDH (1924, S. 162-163) die untere Vergiftungsgrenze der Kohlensäurekonzentration viel früher erreicht als die kritische Sauerstoffkonzentration. Nach ihm (1924, S. 164; 1925, S. 263) weisen die meisten mesophilen Pflanzen schon bei einer Konzentration von 1 % CO_2 in der Bodenluft eine beginnende Hemmung des Wachstums auf und er bezeichnet die Konzentration von 1-2 % CO_2 als eine allgemeine untere Vergiftungsgrenze. Allerdings ist die Empfindlichkeit der verschiedenen Pflanzenarten, wie aus manchen Versuchsergebnissen hervorgeht (von den neuesten Untersuchungen sei hier auf diejenigen CANNONS 1925 hingewiesen), recht verschieden. Wie LUNDEGÄRDH (1924, S. 164, Fussn.) bemerkt, ist es immerhin zu vermuten, dass in dem Wechsel der Vertikalausdehnung des Wurzelsystems auf verschiedenen Standorten »die Durchlüftung der tieferen Bodenschichten der dominierende Faktor ist«.

Andere Faktoren, denen man allgemein eine grosse Bedeutung bei der seichten Bewurzelung auf gewöhnlichem Mineralboden zuschreibt, sind die in den obersten Bodenschichten oft günstigeren Feuchtigkeitsverhältnisse (s. die auf S. 162 erwähnte Literatur; vgl. z.B. auch die Äusserungen HESSELMANS 1910, S. V; CAJANDERS 1917, S. 292 ff., und AALTONENS 1920, S. 29, über die Ursachen des horizontalen Kriechens der Hauptwurzel bei der Kiefer in den Heidewäldern des nördlichen Fennoskandiens) und ebenso der grössere Nährstoffgehalt der oberflächlicheren Bodenschichten. Nicht selten ist auch auf die eventuelle Bedeutung der Bodenstruktur (oben locker, tiefer unten dicht), ebenso der Temperatur-, in Aus-

nahmefällen auch der Reaktionsverhältnisse in verschiedenen Bodentiefen hingewiesen worden. Nach WATERMAN (1919, S. 46) wären sogar die erblich bedingten Eigenschaften des Wurzelsystems in Betracht zu ziehen, indem nach ihm einige Pflanzenarten sich dem trocknen Sandboden bzw. den besseren Böden so angepasst haben, dass sie auf andererlei Böden nur ein kümmerndes, seicht-verlaufendes Wurzelsystem entwickeln können. Weiter ist zu beachten, dass die Konkurrenzfaktoren nicht nur auf die Reichlichkeit der Wurzelverzweigung (SALISBURY 1926, S. 206) sondern auch auf den Tiefgang der Wurzeln einen gewissen Einfluss ausüben können dürften.

Durch welche Faktoren wird nun der überwiegend seichte Wurzelverlauf auf unseren Nardus- und Alchemillawiesen bedingt?

Obwohl der Boden in den obersten Erdschichten besonders auf der Alchemillawiese mehr oder weniger krümelig ist, die Regenwürmer hier ihre auflockernde Tätigkeit treiben und auch Ritzen im Untergrunde nicht wenig vorkommen, kamen wir bei näherer Überlegung bald zu der Auffassung, dass auf unseren Wiesen der Hauptfaktor wahrscheinlich am nächsten in der hohen Kohlen-säurekonzentration der Bodenluft zu suchen sei, bedingt durch eine lebhaftete Bodenatmung und gewiss noch mehr durch die torfartige Wurzelverflechtung in den obersten Bodenschichten mit relativ ausgiebiger Wasserführung.

Die Reichlichkeit an Kohlensäure in der Bodenluft der betr. Frischwiesen war um so mehr wahrscheinlich als die allerdings nur selten ausgeführten Bodenluftanalysen, die man in der Literatur von den Wiesenböden kennt, recht hohe Werte für den Kohlendioxydgehalt der Bodenluft aufweisen. So ist nach den gründlichen Untersuchungen RUSSELS und APPELYARDS (1915, S. 29) über die Bodenverhältnisse einiger englischen Wiesen, die mit den unsrigen mehr oder weniger vergleichbar sein dürften (*Festuca ovina*-Wiese, *Deschampsia caespitosa*-Wiese), in der Bodenluft schon in einer Tiefe von 15 cm durchschnittlich 2.7 bzw. 1.5 % CO_2 (minimal 0.4 bzw. 0.4 %, maximal 9.1 bzw. 3.9 %) vorhanden, also vorwiegend Konzentrationen, die nach LUNDEGÄRDH (s. oben) zu Wurzelvergiftungen bei den meisten Mesophilen führen dürften. Auf Weiden und Wiesen in Deutschland hat WURMBACH neuerdings (1934, S. 511) in der Bodenluft

bis 6 bzw. 10 % CO_2 in einer Tiefe von 20 cm gemessen.¹ Zwar beschränken sich die Angaben über die Bewurzelungsverhältnisse auf den betr. Wiesen bei RUSSELL und APPLEYARD (1915, S. 32) darauf, dass die Wurzeln von *Festuca ovina* »a densely matted tangle near the surface« und von *Deschampsia caespitosa* »a bristly mass more readily allowing gaseous diffusion« bildend angegeben werden, und WURMBACH wiederum erwähnt über die Wurzeln überhaupt nichts. Wir dürften aber mit guten Gründen annehmen können, dass auch auf den in Frage stehenden Wiesen die Wurzel ausbreitung der meisten Pflanzen mehr oder weniger seicht gewesen ist.

Tab. 8 bringt die Ergebnisse der Analysen über den Kohlen säuregehalt der Bodenluft auf unseren drei Spezialwiesen (methodisches s. S. 5). Obwohl die festgestellten CO_2 -Konzentrationen nur einen einzigen Zeitpunkt des Hochsommers umfassen, einer Jahreszeit, in welcher die CO_2 -Konzentrationen (info ge der relativ geringen Bodenfeuchtigkeit) am niedrigsten sein dürften (vgl. die Angaben bei RUSSELL und APPLEYARD 1915, S. 29), dürften sie dennoch als recht aufschlussreich betrachtet werden können.

Beim ersten Blick auf die Angaben der Tabelle konstatieren wir den grossen Unterschied zwischen der Bodenluft der Antennariawiese und der Frischwiesen, und zwar ist dieser Unterschied völlig erwartungsgemäss. Auf der Antennariawiese, wo man auf Grund der allgemeinen Tiefwurzeligkeit keine höheren CO_2 -Konzentrationen erwarten kann, wurden von den oberflächlichsten Schichten bis zu einer Tiefe von 1 m, wo die tiefstgehenden Wurzeln angetroffen wurden, nur Konzentrationen von 0.2–0.3 % gefunden. Die Durchlüftung dürfte man also als gut bezeichnen können. Dagegen scheint die Diffusionsgeschwindigkeit der Gase in Frischwiesenböden recht erschwert zu sein. Besonders scheint dies für den lehmigen bzw. tonigen Boden der Alchemillawiese zu gelten. Hier treffen wir nämlich CO_2 -Konzentrationen von 1 %, also die LUNDEGÅRDHSche untere Vergiftungsgrenze, schon in einer Tiefe von etwa 15 cm, und 2.5 %

¹ Freilich scheint WURMBACH (1934, S. 531) die vergiftende Bedeutung wenigstens der periodisch hohen Kohlensäurekonzentrationen für die Wurzeln in Abrede stellen zu wollen, indem er sagt: »Bei Weiden und Wiesen werden gelegentlich bis 6 bzw. 10 % Kohlensäure in der Bodenluft gemessen, ohne dass eine Schädigung des Pflanzenbestandes eingetreten wäre.«

Tabelle 8. Kohlensäuregehalt (Volum-%) der Bodenluft auf den Spezialflächen.
17. VI. 1936.

Bodentiefe	Antennaria- wiese		Narduswiese		Alchemillawiese		
	1	2	3	4	5	6	7
5 cm	0.23	—	0.46	0.19	—	0.28	—
10 »	0.23	—	0.65	0.18	0.88	0.59	0.95
15 »	0.26	—	0.75	0.33	0.85	0.97	1.20
20 »	0.28	0.22	0.84	—	1.50	1.25	—
25 »	0.28	—	0.86	—	1.50	—	—
30 »	—	0.24	0.95	—	1.40	1.47	—
35 »	0.28	—	0.99	—	2.60	—	—
50 »	0.32	—	—	—	—	3.34	—
65 »	—	—	—	—	3.41	—	—
100 »	0.22	—	—	—	—	—	—

CO₂ schon in einer Tiefe von etwa 35 cm. Dies stimmt ja gut mit der herrschenden Flachwurzeligkeit auf der betr. Wiese überein, besonders da wir mit einem periodenweise, wenigstens im Frühling und Herbst (vgl. die Angaben über die CO₂-Konzentrationen in den Analysenserien von RUSSEL u. APPLEYARD 1915, S. 29 u. 32) herrschenden bedeutend höheren CO₂-Gehalt rechnen können.¹ Mit Rück-

¹ In diesem Zusammenhange entsinne ich mich der verzögerten, in Vieljährigkeit des Jugendstadiums resultierenden Entwicklung bei den Staudenarten (wie auch bei Gräsern und Seggen) auf altem Frischwiesenboden. Als ich (LINKOLA 1935, S. 44 ff.) über diese Verhältnisse berichtete, war mir die ökologische Bedeutung des Kohlensäuregehalts der Bodenluft nicht so evident wie heute, nach einer genaueren Überlegung der Wurzelverhältnisse der Wiesenböden. Es scheint, als wäre dem CO₂-Überschuss der Bodenluft, obwohl die Wurzeln der Keimlinge und Jungpflanzen noch verhältnismässig oberflächlicher verlaufen als bei den Blühreifen, hierbei keine unbedeutende Rolle zuzuschreiben. Verhält es sich tatsächlich so, dann wäre vielleicht auf dem Antennariaboden mit befriedigender Durchlüftung eine relativ raschere Entwicklung der Sämlinge zu erwarten. In der Tat deuten einige, allerdings nur ganz vereinzelte Beobachtungen darauf hin, dass sich hier die Entwicklung wirklich etwas schneller als auf der Alchemillawiese abspielt. — Auch die grosse Sterblichkeit der Sämlinge (LINKOLA 1935, S. 49) erhält vielleicht teilweise Erklärung durch den CO₂-Überschuss der Bodenluft auf den Frischwiesen. Nach LUNDEGÄRDH (1924, S. 173) sind nämlich die Bodenfusarien, die oft schwächliche Pflanzen, namentlich Keimpflanzen angreifen, relativ

sicht auf die grosse Ähnlichkeit des Wurzeltiefganges auf den Nardus- und Alchemillawiesen, wirken die verhältnismässig niedrigen CO_2 -Konzentrationen (0.33–0.75 % in 15 cm Tiefe, 1 % in 35 cm Tiefe) des Nardusbodens etwas befremdend. Wir haben jedoch in Betracht zu ziehen, dass schon in einer so geringen Tiefe wie 15 cm ein CO_2 -Gehalt von 0.75 % zur Hochsommerzeit gemessen wurde, so dass sich leicht annehmen lässt, es könnten hier schon in dieser Tiefe besonders während regnerischer Frühjahre und im Herbst, und zwar sogar während längerer Zeitperioden Konzentrationen von weit über 1 % vorkommen. Andererseits machen die auf der Narduswiese beobachteten relativ niedrigen CO_2 -Werte den verhältnismässig tieferen Wurzelverlauf, wie er hier bei einigen Pflanzenarten, besonders bei Pfahlwurzeln wahrgenommen wurde (S. 143), erklärlich. Alles in allem dürften wir also schliessen können, dass die relativ hohen CO_2 -Konzentrationen der Bodenluft auf den untersuchten Frischwiesen, besonders auf der Alchemillawiese, den seichten Wurzelverlauf zahlreicher Pflanzenarten gut verständlich machen.

Die auf den Frischwiesen sehr allgemeine waagerechte oder nur leicht schräge Richtung der Wurzeln I Ordnung wäre dann bei zahlreichen Pflanzenarten wenigstens in der Hauptsache aërotropisch durch die hohen CO_2 -Konzentrationen der Bodenluft bedingt. Eine ähnliche Erscheinung ist ja durch die bekannten Untersuchungen von MOLISCH (1884, S. 138) für ein paar Kulturpflanzen experimentell nachgewiesen und von späteren Forschern in betreff anderer Pflanzenarten in schöner Weise bestätigt worden. So berichten NOYES und WEGHORST (1920, S. 333) über den Einfluss der Kohlensäure auf das Wurzelsystem von *Lactuca sativa* in Kulturgefässen: »Where carbon dioxide

unempfindlich gegen höhere CO_2 -Konzentrationen; bei einigen wird das Wachstum durch 2–7 % CO_2 sogar bedeutend gefördert. Kohlensäurevergiftung der Keimpflanzen begünstigt darum nach LUNDEGÅRDH in hohem Grade die Möglichkeit für Pilzangriffe: »Die in Perioden starker Bodenfeuchtigkeit eintretende CO_2 -Überfüllung (im Frühling bei der Schneeschmelze und im Spätherbst) bringt ... doppelte Schaden, einmal direkte Wachstumshemmung und dann erhöhte Angriffskraft pathogener Pilze«. Dies stimmt gut mit den Beobachtungen über die Jahreszeit des Ausscheidens der Sämlinge überein. K. Linkola.

had been applied, the roots were shorter, spread out horizontally just beneath (0" to 2") the surface of the soil, and had tap roots that were abnormally short, crooked, and branching».

Aus den eben erwähnten Versuchsergebnissen erhalten wir ferner eine gute Stütze für die Annahme, dass der Kohlen-säurefaktor wenigstens zu einem bedeutenden Teil die Schuld an der abnormen Gestaltung und dem Verkümmern bzw. Absterben der Hauptwurzel trägt, was besonders auf der Alchemillawiese sogar bei einigen bekannten Pfahlwurzeln oftmals festgestellt wurde. Eine starke Abschwächung des Hauptwurzelsystems durch einen hohen CO_2 -Gehalt der Bodenluft ist übrigens schon durch die Experimente von JENTYS (1892) bei der Bohne dargetan worden und geht auch aus den Untersuchungen von NOYES, TROST und YODER (1918) deutlich hervor. Mit guten Gründen dürften wir auch die sehr merkbare, häufig zu beobachtende Wachstums-hemmung der abwärts verlaufenden Wurzeln in den Nebenwurzelsystemen im Vergleich zu den waagrecht verlaufenden Wurzeln derselben Wurzelsysteme wenigstens teilweise auf das Konto des Kohlen-säurefaktors schreiben können.

Durch die Betonung der Wichtigkeit des edaphischen Kohlen-säurefaktors wollen wir aber auch die eventuelle Bedeutung des Sauerstoffmangels für den Wurzelverlauf und die Wurzel-ausbildung überhaupt im Frischwiesenboden nicht in Abrede stellen. Zwar gehören nach ROMELL (1922) und LUNDEGÅRDH (1924, S. 163) schädliche Sauerstoffdefizite in der Bodenluft der unversumpften Böden zu den Seltenheiten. Andererseits können wir aber auf Grund der Bodenluftanalysen RUSSELLS und APPELYARDS (1915, S. 29 und 32) aus englischen Wiesenböden es nicht als unwahrscheinlich annehmen, dass namentlich zu nassen Jahreszeiten auch auf unseren Frischwiesen sehr niedrige Sauerstoffkonzentrationen in relativ geringen Bodentiefen herrschen können,¹ trotz der guten Luft-

¹ Der Einfluss des hohen Grundwasserstandes auf die Durchlüftung des Bodens fällt ja hier weg. Dass auch ein hohes Grundwasser, wenn es nicht stagnierend ist, bedeutende Wurzeltiefen bei gewissen Wiesenpflanzen zulässt, sieht man aus den Angaben der Tab. 7, S. 154, über das Gewicht der Wurzeln in verschiedenen Bodentiefen einer Nasswiese. Obwohl das Grundwasser etwa 10 cm tief liegt, erstrecken sich zahlreiche Wurzeln bis etwa 50 cm, vereinzelte Wurzeln noch bis 80–90 cm tief hinab.

führung besonders des oberflächlichen Bodens im Hochsommer. Im Hinblick auf den grossen Unterschied der Sauerstoffansprüche bei den Wurzelsystemen verschiedener Pflanzenarten (s. z.B. CANNON 1925) lässt sich wohl denken, dass es in dem grossen Artenkontingent der Frischwiesen Pflanzenarten gibt, deren Wurzeln in der Bodenkrupe gegen den Sauerstoffmangel mit aërotropischen Krümmungen oder doch, namentlich tiefer im Boden, durch Wachstumshemmungen reagieren. Welche von den Wiesenpflanzen mehr empfindlich gegen Sauerstoffdefizite im Frühjahr und Herbst als gegen Kohlensäureüberschuss sind, ist allerdings ganz unbekannt.

Bei den perennierenden Wiesenpflanzen dürfte das Längenwachstum der Wurzeln wenigstens im allgemeinen am kräftigsten im Frühjahr und frühen Vorsommer sein. Wie aus dem obengesagten hervorgeht, dürften gerade in derselben Jahreszeit in der Bodenluft der Frischwiesen besonders hohe CO_2 -Konzentrationen, möglicherweise auch hohe Sauerstoffdefizite vorherrschen. Die aërotropische Natur zahlreicher vom Lote abweichender Wurzelstellungen gewinnt dadurch um so mehr an Wahrscheinlichkeit, ebenso die Vermutung, dass die Wachstumshemmungen bzw. Verkümmierungen der orthotropen Wurzeln von dem Kohlensäure- bzw. Sauerstofffaktor hervorgerufen werden.

Mehrere Tatsachen deuten jedoch darauf hin, dass die schlechte Durchlüftung, d.h. der CO_2 -Überschuss der Bodenluft bzw. ein eventuelles Sauerstoffdefizit im Boden, nicht allein die Schuld an der geringen Vertikalerstreckung der Wurzeln im Frischwiesenboden trägt. Dafür sprechen u.a. der äusserst oberflächliche, sogar nur 0–2 bzw. 0–3 cm tief hinabreichende Horizontalverlauf der Wurzeln einiger Pflanzenarten, ebenso das zuweilen zu beobachtende Hinaufsteigen der Spitzenteile einiger seicht streichenden Horizontalwurzeln bis an die Bodenoberfläche, und nicht zum mindesten die schon früher erörterte ausgeprägte Verflachung der Wurzelsysteme auch bei einigen Pflanzenarten im Antennariaboden, wo von einer schlechten Durchlüftung doch nicht die Rede sein kann. Augenscheinlich wird die seichte Wurzellage bei verschiedenen Pflanzenarten nicht durchgehend gleicherweise veranlasst.

Es dürfte nicht selten die Möglichkeit vorhanden sein, dass wie im Antennaria-, so auch im Frischwiesenboden die v e r s c h i e-

den e Wasserführung der verschiedenen Bodenschichten (s. Tab. 2 u. 3, S. 10) eine nicht geringe Rolle spielt und zwar so, dass die humusreichsten Oberflächenschichten durch ihre günstigere Wasserführung einen positiv hydrotropischen Reiz auf die Wurzeln gewisser Pflanzenarten ausüben. Die grösste Rolle dürfte der Wasserfaktor auf der Narduswiese spielen können, wo Wassermangel in den tieferen Schichten des sandigen bzw. sandig-lehmigen Bodens aller Wahrscheinlichkeit nach leichter eintritt als auf der Alchemillawiese mit ihrem lehmig-tonigen Boden.

Auch die Möglichkeit nicht nur einer kräftigeren Wurzelbildung (vgl. SEELHORST 1902), sondern auch positiv chemotropischer Krümmungen, veranlasst durch die relativ hohe Konzentration von organischen Stoffen und Nährsalzen in den obersten Bodenschichten (Tab. 4, S. 12), muss man hier, ebenso wie in betreff der Wurzelverhältnisse auf der Antennariawiese, in Erwägung ziehen. An die organischen Stoffe (nach PORODKO, 1925, wirken nur die Elektrolyte chemotropisch) können wir hier mit umso grösserer Berechtigung denken, als ihr Wert als Nährstoffquelle für die höheren Pflanzen immer sicherer erscheint (VIRTANEN 1935; vgl. auch HÖVELER 1892 und in betreff der Einwirkung der Humusstoffe auf den Wurzelverlauf u.a. WATERMAN 1919, S. 50) und man sich die tropistischen Orientierungen im Raum wie bekannt als zweckmässig vorstellt. Dass »die Wurzelverbreitung sich der Nährstoffverteilung im Boden accommodiert« (NOBBE 1868, S. 100), ist ja in der Literatur immer wieder hervorgehoben worden. Aus der neuesten Literatur zitieren wir hier nur WEAVER (1926, S. 69), der sich in folgender Weise äussert: »Thus, it seems clear that the depth at which the fertilizer is placed in field practice considerably affects root penetration and development.« Es möge bemerkt werden, dass in unserem Falle sich dabei ein gewisser »Interessenkontrast« einstellt, indem im Gegensatz zu anderen Nährstoffen der Gehalt an Phosphaten, die das Wurzelwachstum, wie man seit langem weiss, stark begünstigen, — was besonders deutlich u.a. aus den kürzlich vorgenommenen Experimenten GOEDEWAGENS (1932 u. 1934), der mit Bodenschichten variierender Phosphorsäuremengen arbeitete, hervorgeht —, in den obersten Schichten unserer Wiesenböden geringer ist als tiefer unten (s. Tab. 4, S. 12). Der Unterschied in der Phosphorsäurekonzentration der verschiedenen Erd-

schichten dürfte jedoch in den betr. Wiesenböden zu schwach sein, um positive Richtungswirkungen ausüben zu können.

Von den übrigen Faktoren, denen man eine etwaige Bedeutung bei der Seichtwurzeligkeit der Frischwiesenpflanzen zuschreiben könnte, müssen wir hier noch der Reaktions- und Temperaturverhältnisse des Bodens gedenken. Mit Hinweis auf Tab. 5, S. 13, dürften wir die eventuelle geringe Einwirkung der Reaktionsunterschiede in den verschiedenen Tiefen des Wiesenbodens ohne weiteres übergehen können. Auch die offenbar nicht grossen Temperaturdifferenzen zwischen den oberflächlicheren Schichten des mit dichter Grasnarbe und Moosschicht bedeckten Frischwiesenbodens dürften wohl kaum einen merkbaren Einfluss auf die Richtung der Wurzeln ausüben können.

Dagegen ist es ganz offenbar, dass der mehr oder minder feste, lehmige Untergrund, der auf der Narduswiese in einer Tiefe von 25 (20)–30 cm der Sandschicht unterlagert ist und hier scharf gegen den Feinsand grenzt, als mechanisches Hindernis dem tieferen Eindringen der Hauptwurzel bei einigen Pflanzenarten (*Knautia arvensis*, *Campanula rotundifolia*, einzelne Individuen von *Pimpinella saxifraga* und *Hypochaeris maculata*) Einhalt tut. Man sieht ja, wie die Spitzenteile der betr. Wurzeln an der Lehmgrenze horizontal abzubiegen gezwungen werden (bei *Knautia arvensis* auch auf der Antennariawiese beobachtet, bei *Pimpinella saxifraga* auf der Deschampsia flexuosa-Alchemillawiese, wo der Lehm Boden hart und relativ trocken ist). Etwas ähnliches kann man ausnahmsweise auch auf der Alchemillawiese, wo der festere Boden in einer Tiefe von etwa 15–20 cm, infolge der Tätigkeit der Regenwürmer jedoch ohne scharfe Grenze beginnt, wahrnehmen. Da aber die meisten Wurzelsysteme nicht oder nur zum kleinen Teil bis an die Oberfläche dieses Untergrundes hinabreichen, kann eine allgemeine Ursache zum geringen Tiefgang nicht hierin stecken. Das ist um so weniger glaublich, als die Wurzeln im allgemeinen wohl imstande sind, auch in den Tonboden einzudringen (PFEFFER 1893, S. 324 ff. u. 365),¹

¹ Es dürfte angebracht sein, hier folgende Äusserung PFEFFERS (1893, S. 365) einzuschalten: »Ja selbst dann, wenn die bisher in lockerer Erde wachsende Wurzelspitze auf resistenten Thon trifft, wie wir ihn in unseren Versuchen anwandten, erfolgt oft ein Ausweichen und Hinwachsen längs der Thonfläche. Indess gelingt unter solchen Umständen sehr häufig der Ueber-

obwohl diese Kraft, wie u.a. aus den Untersuchungen KAMPES (1929, S. 36) hervorgeht, bei verschiedenen Arten recht verschieden ist. Dazu kommt noch, dass der Lehm- bzw. Tonboden auf den betr. Wiesenstandorten recht dicht verstreute Ritzen, einigermassen auch sog. Wurzlröhrchen nach abgestorbenen Wurzeln, auf der Alchemillawiese auch Regenwurmlöcher enthält, so dass den Wurzeln dadurch Möglichkeiten wohl zu Gebote stehen, abwärts in die Tiefe zu gehen. Diese Gelegenheit wird aber nur von wenigen Arten und bei gewissen von diesen nur in sehr beschränktem Masse benutzt, was gut mit den experimentellen Befunden TROMMERS (1926, S. 219; hinsichtlich der Wurzlröhren vgl. auch BERKMANN 1913, S. 39) übereinstimmt.

Obwohl der positive Geotropismus bei den Wurzelsystemen der meisten Frischwiesenpflanzen in mancherlei Weise abgestumpft ist, gehören auch die rein orthogeotropischen Wurzelstellungen keineswegs zu den Seltenheiten. In den geringen Bodentiefen sind sie begreiflicherweise häufig. So wachsen die kurzen Primärwurzeln der Klein-Hapaxanthen senkrecht nach unten. Bei Nebenwurzelsystemen, die die meisten ihrer Wurzeln I Ordnung mehr oder weniger waagrecht oder leicht schräg stellen, dringen oft einige kurze Wurzeln ganz abwärts. Ausnahmsweise gehen auch einige längere Nebenwurzeln I Ordnung annähernd orthotrop hinab, sogar viel grössere Tiefen erreichend als das übrige Wurzelwerk (dass sie dabei eventuellen Bodenritzen folgten, konnte nicht als häufige Erscheinung festgestellt werden). Noch seltener dringt die Mehrzahl der Nebenwurzeln mehr oder weniger orthogeotropisch in bedeutende Tiefen (*Centaurea phrygia* auf der Alchemillawiese). Von besonderem Interesse sind die \pm dimorphen Wurzelsysteme, bei welchen ein Teil und zwar bei gewissen Arten (*Carex Goodenowii*, *Vicia cracca*, *V. sepium*, *Lathyrus pratensis*) die grosse Mehrzahl der Wurzeln durch mehr oder weniger waagrechte Richtung in den oberflächlichsten Bodenschichten festgehalten wird, andere aber als vertikal gestellte Tief- bzw. Senkwur-

gang in einen Thon- und Lehmboden, wie er in der Natur gewöhnlich geboten wird und nach dem Eindringen wächst, ebenso wie in unseren Versuchen, die Wurzel unter erhöhter Arbeitsleistung weiter». In einer anschliessenden Fussnote bemerkt PFEFFER: »Es ist damit nicht ausgeschlossen, dass andere Ursachen, insbesondere Reizwirkungen, ein Vermeiden oder Verlassen des Thons veranlassen können.»

zeln sich in sehr bedeutende Tiefen suchen. Bei einigen Senkwurzeln treffen wir auf die grössten Wurzeltiefen, die überhaupt im Frischwiesenboden von den Wiesenpflanzen erreicht werden. Es ist nicht uninteressant festzustellen, dass die Wurzeln aller dieser wirklich tief bewurzelten Frischwiesenpflanzen (*Nardus*, *Carex Goodenowii*, *Deschampsia caespitosa*) mit ausgeprägten Luftkanälen (gute anatomische Abbildungen z.B. bei SCHRÖDER 1926, S. 51, 53 u. 57) versehen sind. Die Vermutung, dass die gut entwickelten Interzellularsysteme eine gewisse Herabsetzung der CO_2 -Konzentration und eine erhöhte Sauerstoffzufuhr in der Gewebeluft bewirken und den Tiefgang der Wurzeln dadurch erleichtern könnten, ist sehr nahelegend.¹ Jedenfalls dürften aber die betr. Senkwurzeln verhältnismässig unempfindlich gegen höhere CO_2 -Konzentrationen und möglicherweise auch gegen grössere Sauerstoffdefizite sein. Wie die verschiedenen Richtungen und Tiefen der Wurzeln in einem Flach- und Senkwurzelsystem tropistisch hervorgerufen werden und welcherlei korrelative Beziehungen dort zwischen den verschiedenen Wurzeln bestehen, wäre einer näheren Untersuchung wert.

Es dürfte übrigens auf der Hand liegen, dass die die geringe Wurzeltiefe der Frischwiesen bedingenden Richtungsverhältnisse der Wurzeln I Ordnung in zahlreichen Fällen, wenn nicht gar überwiegend als eine Resultante des Geotropismus und gewisser anderer Tropismen, in Nebenwurzelsbüscheln dazu der korrelativen Beziehungen zwischen den verschiedenen Nebenwurzeln, aufzufassen sind. Die normale Wurzeltiefe, die bei den verschiedenen Pflanzenarten auf demselben Standort so ausserordentlich verschieden ist, kommt also gewissermassen wie durch einen Kompromiss zwischen verschiedenen, Richtung und Längenwachstum der Wurzeln bestimmenden Faktoren zustande. Von diesen Verhältnissen ist aber das meiste noch wenig klargestellt. Wir können es hier nicht unterlassen, die ganze Erscheinung der Flachwurzeligkeit auf gewöhnlichem tiefgründigem, von keiner Nässe belastigtem Boden als ein wichtiges, aber in seiner Kompliziertheit nicht besonders dankbares Thema experimentell-ökologischer Untersuchungen zu empfehlen.

¹ Dass die Luftkanäle das Eindringen der Wurzeln bzw. Rhizome in beträchtliche Tiefen weit unter dem Grundwasserspiegel ermöglichen, wie wir sie bei den Nasswiesenpflanzen (S. 154) treffen, dürfte ohne weiteres klar sein.

X. ÜBER WURZELSCHICHTUNG IM WIESENBOden.

Seitdem WOODHEAD (1906, S. 344) in seiner oft zitierten Arbeit auf eine deutliche Schichtung der unterirdischen Teile bei den dominierenden Pflanzenarten (*Holcus lanatus*, *Pteridium*, *Scilla* und *Quercus*) eines englischen Eichenwaldes hingewiesen hatte, ist der schichtenweisen Verteilung der im Boden liegenden Pflanzenteile viel Aufmerksamkeit geschenkt worden. In vielen Fällen wurde festgestellt, dass die Pflanzenarten einer Siedlung, sich unterirdisch ergänzend, »edaphisch komplementär« (WOODHEAD) wachsen. Diesem Verhalten, der »Wurzelschichtung«, ist eine grosse Bedeutung bei der Vermeidung eines Wettbewerbs zwischen den beisammen wachsenden Pflanzenarten und zugleich für das Zustandekommen der Pflanzengesellschaften zugeschrieben worden (vgl. z.B. ALECHIN 1926, S. 8 ff., und WALTER 1927, S. 266).

Eine ausgeprägte Wurzelschichtung wurde ausser aus Wäldern, Trockenwüsten und Halbwüsten u.a. auch von Steppen (WEAVER 1919, S. 123 u. 1920, S. 144; SUKATSCHEW nach ALECHIN 1926, S. 8) beschrieben. Doch auch bezgl. der Wiesenvegetation liegen Beobachtungen vor, nach welchen die verschiedenen Pflanzenarten hier in bezug auf das Wurzelsystem sich komplementär aufwiegen. Dies hat sich sowohl auf Sumpfwiesen als auf echten Wiesen verspüren lassen.

Auf Sumpfwiesen in England hat YAPP (1909, vgl. auch 1908) eine ebenso deutliche Schichtung zwischen den unterirdischen Pflanzenteilen als zwischen den Luftsprossen wahrgenommen. Seine Abbildungen (1909, Abb. 1, 4 und 6) zeigen tatsächlich unverkennbare Differenzen bezgl. der Tiefe der Rhizome und Wurzelsysteme der verschiedenen Pflanzenarten in dem Wurzelboden, der auf den untersuchten Stellen hauptsächlich oberhalb des Grundwasserspiegels

liegt und eine Dicke von 20–25 cm aufweist. Ein etwa ähnliches Verhalten der unterirdischen Pflanzenteile hat SHERFF (1912) auf wiesenartigem Sumpfboden in Illinois gefunden.

Von echten Wiesen im nördlichen Russland (Gouv. Nowgorod) teilen SUKATSCHEW u.a. (1916, S. 76–80) Angaben über die von ihnen untersuchte Wurzelschichtung mit. Am ausführlichsten ist ihre Schilderung von einer Wiese, die nach dem Pflanzenverzeichnis zu schliessen mit unserer Alchemillawiese nahe verwandt ist, obwohl die Moosschicht bedeutend kräftiger ausgebildet zu sein scheint (*Hylocomium proliferum* sehr reichlich) und der Boden wahrscheinlich kalkreicher und vielleicht auch ein wenig feuchter sein dürfte. Die Bewurzelungsverhältnisse, beleuchtet durch eine Abbildung (reproduziert bei WALTER 1927, S. 267), werden in folgender Weise beschrieben: Schon in der Moosschicht wurzeln *Festuca ovina*, *Antennaria dioeca* und *Hieracium pilosella*, so dass ihre Wurzelsysteme mit Ausnahme der ältesten Wurzeln mitgerückt werden, wenn man den Moosteppich abhebt. Hart an der Grenze der Moosdecke und der allerobersten Bodenkrume verlaufen die Wurzeln von *Potentilla erecta* und *Alchemilla subcrenata*, ebenso diejenigen von *Vicia cracca*, *Lathyrus pratensis* und *Trifolium repens*. In der oberflächlichsten Bodenschicht bewurzeln sich *Briza media* und *Anthoxanthum odoratum*. Etwas tiefer (4–5 cm) befinden sich die Wurzeln einiger Compositen wie *Chrysanthemum leucanthemum*, *Achillea millefolium* und *Centaurea jacea*. Auch die Wurzeln der *Carex*-Arten (*C. panicea*, *C. pallescens*) liegen in dieser Tiefe, doch reichen die absorbierenden Wurzelspitzen bis 7–8 cm tief hinab. Die Wurzelsysteme von *Succisa praemorsa* und *Betonica officinalis* gehen noch tiefer und andere Arten, z.B. *Trifolium medium* und *Pimpinella saxifraga*, holen ihr Wasser aus noch grösseren Tiefen herauf, die von den Wurzeln der anderen Arten schon nicht mehr erreicht werden. Also eine sehr ausgeprägte Teilung des Wurzelbodens in verschiedene Tätigkeitsschichten zwischen den einzelnen Artengruppen. — In einem anderen, mit dem obigen verwandten, aber auf etwas feuchterem Boden gelegenen Wiesenbestand wurden von SUKATSCHEW in den tieferen Wurzelschichten keine so ausgeprägten Unterschiede der Wurzeltiefe beobachtet, umso markanter war dagegen die Schichtung der oberirdischen Pflanzenteile. — Auf einer Nasswiese wurzelte am seichtesten *Agrostis canina*

mit 4–5 cm tief hinab gehenden Wurzeln, darunterhalb erstreckten sich die Wurzelsysteme von *Carex canescens*, *C. vesicaria* und *C. Goodenowii*, noch tiefer gingen *Eriophorum polystachyum* und *Equisetum limosum*. SUKATSCHEW betrachtet die zwei letztgenannten Arten hier als Formationsrelikte einer ehemaligen, grössere Nässe bevorzugenden Vegetation.

Im Erzgebirgischen Becken hat KÄSTNER (1920, S. 109 ff.) auf einer *Anthoxanthum*-Wiese »eine Anzahl Beobachtungen gesammelt über das gegenseitige Verhalten der unterirdischen Teile einiger Bestandsglieder.« Nach ihm bilden hier die zarten Faserwurzeln von *Anthoxanthum odoratum* in den obersten 3.5–4 cm des Bodens einen vollständigen »Wurzelfilz«, an dessen Bildung auch *Poa pratensis*, *Luzula campestris*, *Trifolium repens* und *Plantago lanceolata* beteiligt sind. »Die genannten Pflanzen nützen also die gleiche Bodenschicht aus, bilden demnach einen K a m p f bestand.« »Andre Mitbewohner der *Anthoxanthum*-Wiese aber durchbrechen mit ihren unterirdischen Teilen den Graswurzelfilz, um unter ihm in der weniger beanspruchten Bodenschicht ungehinderter Nahrung zu finden. Das Zusammenleben zwischen ihnen und den Flachwurzlern gestaltet sich feindlich oder friedlich je nachdem, ob der Tiefwurzler von dem glücklich errungenen, reicheren Nährboden aus nach Art eines Ellenbogenmenschen den Graswurzelfilz gewaltsam beiseite drängt und so eine mehr oder weniger grosse Fläche für sich allein in Anspruch nimmt, oder ob er mit einem bescheidneren Plätzchen vorlieb nimmt.« Die hier gemeinten tief bewurzelten Pflanzen sind *Meum athamanticum*, *Armeria elongata*, *Knautia arvensis* und *Geranium silvaticum*, von welchen die zwei letztgenannten in sehr nachdrücklicher Weise sich Platz schaffen. Zwischen und unter den knotigen Grundachsen von *Geranium silvaticum* »können wir nur toten Wurzelfilz von Gräsern feststellen, die im dichten Schatten der grossen Storchschnabelblätter zugrunde gehen mussten« (l.c. S. 113). Wesentlich bescheidener als die genannten vier Pflanzen sind *Phyteuma nigrum*, *Chrysanthemum leucanthemum*, *Leontodon hispidus* und *Alchemilla vulgaris*. »Auch sie nützen in der Hauptsache nur die unterhalb des Graswurzelfilzes gelegene Bodenschicht aus, ohne sich aber dabei mit ihren unter- und oberirdischen Teilen sehr breit zu machen. Sie bilden also mit dem Ruchgras einen ausgesprochenen F r i e d b e s t a n d« (l.c. S. 113).

Auch auf den wiesenähnlichen Kalkböden in England erblickt man aus den Wurzeluntersuchungen ANDERSONS (1927) eine gewisse schichtenweise Verteilung der Wurzelsysteme, indem die Graswurzeln die oberste 3 Zoll dicke Bodenschicht mehr oder weniger okkupieren, eine grosse Zahl der charakteristischsten Stauden dagegen ihre »average zone at which the maximum development of feeding roots occur«, in die Tiefe von 4–8 Zoll verlegen (l.c. S. 89–90, auch S. 111). Die maximale Ausbildung der absorbierenden Wurzeln weist übrigens, wie aus den anschaulichen Diagrammen ANDERSONS zu ersehen ist, bei verschiedenen Kalkbodenpflanzen grosse Tiefenunterschiede auf.

Wir haben uns so eingehend mit den Befunden SUKATSCHEWS und KÄSTNERS beschäftigt, damit der grosse Unterschied zwischen ihren und den unsrigen Feststellungen auf den Frischwiesen zur Schau gebracht würde. Unsere Beobachtungen weichen ja teilweise sehr stark von den oben besprochenen ab. Von einem Losrücken der Wurzelsysteme mit dem Moostteppich kann ja, um nur ein Beispiel zu nennen, auf den von uns untersuchten Wiesen gar nicht die Rede sein, obwohl einzelne Wurzeln am Grunde der Moosstämmchen zwar immer vorkommen können; noch weniger kann man von der Inanspruchnahme eines gewissen Bodenvolumens seitens eines einzigen Wurzelsystems sprechen. Auch sonst haben wir von der Schichtung der unterirdischen Pflanzenteile auf unseren Wiesen keine so positive Auffassung erhalten können, wie die genannten Verfasser es von ihren Untersuchungsstellen beschreiben.

Eine nähere Erwägung der Schichtungsverhältnisse der unterirdischen Pflanzenteile setzt natürlich eine nähere Kenntnis des pflanzensoziologischen Begriffes »Schichtung« voraus. Inbetreff der oberirdischen Pflanzenteile ist dieser Begriff bekanntlich schon seit KERNER benutzt worden. HULT (1881), der als erster den oberirdischen Schichtungsverhältnissen ein eingehendes Studium zuwandte, rechnet zu einer gleichen Schicht »diejenigen Formen, die auf derselben Höhe über der Unterlage den grössten Raum einnehmen« (l.c. S. 61, in Übersetzung). Aus der weiteren Darlegung HULTS ersieht man, dass hier die Rauminanspruchnahme seitens der »Blätter- und Zweigmenge« gemeint wird. In der Hauptsache scheint die HULTsche Schichteneinteilung, die allgemein Verwendung gefunden hat, physiognomisch begründet zu sein. Eine rein ökologische Be-

trachtungsweise vertritt YAPP (1909), der die Pflanzenarten einer Siedlung in verschiedene Schichten »in considering the vertical distribution of the transpiring organs of the various species» (l.c. S. 308) einteilt. In den Literatur trifft man auch auf Verfasser, die die Schichteneinteilung, wie es scheint, jedenfalls in der Hauptsache ausschliesslich nach der Stengelhöhe in der Praxis durchführen. Das dies aber nicht richtig ist, liegt auf der Hand.

In Anbetracht dessen, dass der ganze leitende Gedanke des Begriffes »unterirdische Schichtung» bzw. »Wurzelschichtung» auf eine konkurrenzökologische Betrachtungsweise gegründet ist, muss die unterirdische Schichteneinteilung ökologisch aufgefasst werden. Bei der praktischen Durchführung der Schichteneinteilung ist demgemäss das Augenmerk in erster Linie auf die vorherrschenden Absorptionstiefen der Wurzelsysteme verschiedener Pflanzenarten zu richten, doch kann auch die Raumbeanspruchung der nicht absorbierenden unterirdischen Pflanzenteile (u.a. der Erdsprosse) nicht ganz ausser acht gelassen werden, weil in gewissen Fällen vor allem der durch sie verursachte Platzdrang wichtige ökologische Folgen mit sich führen kann. In eben diesem ökologischen Sinne ist die Wurzelschichtung in der Literatur allgemein aufgefasst worden, so auch im vorliegenden Falle. Wir rechnen also zu derselben Wurzelschicht einer Siedlung alle Wurzel-, Erdspross- und Rhizoidensysteme derjenigen Pflanzenarten, die hier den Hauptteil ihrer absorbierenden Teile in ungefähr die gleiche Bodentiefe sich erstrecken lassen oder auch eine für die Mitbewohner ökologisch mehr oder weniger bedeutungsvolle Rauminanspruchnahme entwickeln.¹

Die nötigen Tatsachen zur Beurteilung des Vorkommens und der Art der Wurzelschichtung auf den von uns untersuchten Wiesenflächen sind schon in den Abschnitten VII und VIII zusammenfassend behandelt worden. Es wurde festgestellt, dass die allgemeine Tiefe der Bewurzelung bei den verschiedenen Pflanzenarten zwar meistens mehr oder weniger verschieden ist, dass aber der Wurzeltiefgang im allgemeinen nur wenig über die hauptsächlichste Absorptionstiefe

¹ Dass es in der Praxis grossen Schwierigkeiten begegnen kann, zu bestimmen, zu welcher Wurzelschicht eine gewisse Pflanzenart zu zählen sei, liess sich bei unseren Wurzeluntersuchungen mehrmals erfahren. Wir weisen hier u.a. auf Pflanzenarten mit Flach- und Senkwurzeln hin (über *Nardus* siehe S. 145).

aussagt. Mit wenigen Ausnahmen sind die Wurzeln I Ordnung schon von ihren basalen Teilen an mit relativ reichlichen Verästelungen verschiedener Ordnungsklassen versehen, so dass eine mehr oder weniger intensive Absorption bei den meisten Arten bereits von den oberflächlichsten Bodenschichten beginnend stattfinden dürfte. Eine genaue obere oder untere Grenze der hauptsächlichsten Absorptionstiefe dürfte sich im allgemeinen schwerlich bestimmen lassen, so viel scheint aber sicher zu sein, dass die betr. Absorptionsschicht mit Ausnahme der am allerseichtesten bewurzelten Arten in der Regel eine relativ dicke Bodenschicht umfasst. Auch ist zu beachten, dass alle Erdsprosse (mit Ausnahme der *Equisetum arvense*-Rhizome, deren tieferer Verlauf nicht näher untersucht wurde) in einer unbedeutenden Tiefe liegen, hier aber im allgemeinen keine Verdrängung¹ von Belang verursachen. Als einen allgemeinen Zug können wir erblicken, dass die Wurzelsysteme der meisten Pflanzenarten in den oberflächlichen Erdschichten in einen mehr oder weniger heftigen Wettbewerb miteinander treten, nach unten zu werden aber allmählich Arten ausgeschieden, so dass die Anzahl der an der Konkurrenz beteiligten Arten in den tieferen Bodenschichten stark vermindert ist. Im allgemeinen haben also unsere Beobachtungen zu der Auffassung geführt, dass im Wurzelboden von einer wirklichen Wurzelschichtung wenig zu sehen ist. Gewisse unverkennbar deutliche Fälle und besonders Andeutungen einer schichtenweisen Verteilung des Wurzelbodens zwischen verschiedenen Arten sind allerdings zu bemerken.

Auf der trocknen Antennariawiese treten uns nicht gar wenige Arten entgegen, die der unterirdischen Konkurrenz miteinander ganz oder fast völlig vorzubeugen verstehen. Die ausgeprägtesten Vertreter dieser Arten sind einerseits die am allerseichtesten, nur in der obersten, 0–6 cm (einige hauptsächlich nur 0–3 cm) dicken Bodenschicht bewurzelten Pflanzenarten, andererseits einige Pfahlwurzler (doch nicht immer alle Individuen) und vereinzelte andere Pflanzenarten, bei welchen die Hauptverästelung der Wurzeln erst in den grösseren Tiefen erfolgt (S. 144). Zu

¹ Eine Ausnahme bildet in gewissem Masse die auf der Narduswiese sehr reichlich auftretende *Nardus stricta*. Ihre Rhizome verlaufen aber halb oberflächlich, so dass die Raumbenutzung seitens derselben für die Wurzeln der meisten Pflanzenarten kaum etwas bedeutet.

den Arten, die einer anderen Wurzelschicht angehören als die betr. Pfahlwurzler, gesellen sich auch die seicht und mässig tief bewurzelten Pflanzen der Antennariawiese, obwohl die hauptsächlichste Absorptionstiefe nicht so ausgeprägt verschieden ist, wie bei den typischen Flachwurzlern. Auch zwischen den betr. Seichtwurzlern bzw. etwas tiefer bewurzelten Arten einerseits und einigen wirklich tief wurzelnden Nebenwurzelpflanzen andererseits erscheint der Wurzelboden gewissermassen in »Interessesphären« geteilt, indem die hauptsächlichste Absorption bei den letztgenannten unterhalb der Reichweite der Wurzeln der ersteren vorsichgeht. Eine Konkurrenz ist wohl da, tritt aber zwischen gewissen Artengruppen offenbar in verminderter Form auf. Es muss jedoch beachtet werden, dass die hier angedeuteten Schichtungsverhältnisse dadurch stark an Bedeutung verlieren, dass es hier meistens nur um Beziehungen zwischen spärlich vorkommenden Arten einerseits und wirklichen Siedlungselementen andererseits handelt. Die Mehrzahl der Konstanten scheint ganz mutig miteinander in den Wurzelwettbewerb zu treten. Dessenungeachtet dürfte man behaupten können, dass hier auf der Trockenwiese eine gewisse Wurzelschichtung, obwohl nur in schwacher Form verwirklicht, besteht.

Gewisse Unterschiede in der Absorptionstiefe, die zum Vermeiden des Wurzelwettbewerbs verhelfen, kann man auch auf den Frischwiesen erblicken. Beispielsweise *Galium uliginosum* mit seinen nur 0–1.5 cm tief verlaufenden Wurzeln ist auf der Alchemillawiese vom Konkurrenzkampf mit denjenigen Arten befreit, die aus so geringer Tiefe gar nicht oder kaum nennenswert ihren Wasser- und Nährstoffbedarf decken. In der Tat dürfte die Mehrzahl der Pflanzenarten auf dem betr. Standorte die ersten obersten Bodenzentimeter *Galium uliginosum* nicht stärker streitig machen, Pflanzenarten, die das tun, gibt es aber dessenungeachtet zur Genüge; u.a. gehört ein Teil der Moose zu ihnen. Von dem Wurzelgedränge der allerersten Bodenschichten befreien sich meistens auch auf der Alchemillawiese die von der Trockenwiese her bekannten Pfahlwurzler, doch schon in einer Tiefe von einigen cm sind sie aber gezwungen in vollsten Wurzelwettbewerb mit zahlreichen anderen Arten zu treten, die sowohl in den oberflächlicheren Erdschichten als auch hier ein reichliches Wurzelwerk ausbilden. Auf der Narduswiese können sich die Pfahlwurzeln der betr. Pflanzenarten ein

wenig besser von einem Teil ihrer Mitbewohner befreien, aber die Befreiung ist auch hier in Wirklichkeit gar schwach. Nicht einmal die wenigen wirklich tief wurzelnden Pflanzenarten befreien sich auf den Frischwiesen von der Konkurrenz der überwiegenden Hauptmenge, da sie schon in die oberflächlichste Bodenkrume einen bedeutenden ja sogar den allergrössten Teil (*Carex Goodenowii*) ihrer Wurzelspitzen verlegen. Nur in den grössten Wurzeltiefen treffen wir auf Zustände, wo nur einige wenige Arten den Wurzelboden einander streitig machen. Von ihrer Absorptionstätigkeit ist aber nur ein Teil, und kaum jemals der Hauptteil, in diese Bodentiefen verlegt.

Obwohl wir also auf nicht ganz wenige Fälle hinzeigen können, wo der Hauptteil der absorbierenden Wurzelteile bei verschiedenen Arten in verschiedenen Bodenschichten getrennt liegt, bilden bei der grossen Mehrzahl der Wiesenpflanzenarten, und zwar bei den meisten allerwichtigsten die Absorptionstiefen einen so innigen Zusammenschluss oder transgredieren miteinander so stark, dass wir die Wurzelschichtung auf den von uns untersuchten Wiesen als nur undeutlich verwirklicht betrachten müssen. Auf den verschiedenen Wiesen sind, wie aus dem oben gesagten hervorgeht, die betr. Verhältnisse jedoch verschieden, und zwar so, dass die Wurzelschichtung auf der Trockenwiese, wo zahlreiche Arten eine bedeutende Wurzeltiefe aufweisen, unverkennbar deutlicher ausgebildet ist als auf den Frischwiesen, wo die Wurzeln hauptsächlich nur in einer recht seichten Oberflächenschicht angehäuft vorkommen. Auf der Trockenwiese könnte man demgemäss vielleicht von einem edaphisch komplementären Auftreten der Pflanzenarten, jedoch nur in sehr relativem Sinne sprechen. Es mag bemerkt sein, dass das Vorkommen einer gewissen Schichtung im trocknen Wiesenboden mit der Feststellung einer ausgeprägten Wurzelschichtung auf mehreren wirklich trocknen Standorten wie in Trockenwüsten und Halbwüsten (CANNON 1911, MARKLE 1917, WEAVER 1919, S. 125), ebensowie auf Steppen (s. S. 176), im Einklang steht.

Zu all dem hier gesagten ist hinzuzufügen, dass wenn wir noch die Rhizoiden der auf unseren Wiesen wachsenden Moose und

Flechten in diesem Zusammenhange berücksichtigen, dann haben wir ohne weiteres eine deutliche Wurzelschichtung vor uns: sowohl auf der Trockenwiese wie auf den Frischwiesen kommt sehr oberflächlich (teilweise oberirdisch) eine Rhizoidenschicht vor, die nur in beschränkter Weise mit der tiefer liegenden Wurzelschicht der Blütenpflanzen transgrediert.¹

Es dürfte kaum ohne Interesse sein, in diesem Zusammenhange festzustellen, dass der Wurzelschichtung im grossen und ganzen entsprechende Schichtungsverhältnisse in der Luftsprossschicht, d.h. in den Boden- und Feldschichten der von uns untersuchten Wiesensiedlungen zu bemerken sind. Der äusserst flachen Rhizoidenschicht entspricht selbstverständlich die sehr niedrige Bodenschicht, der eigentlichen Wurzelschicht die Feldschicht (nur oberirdisch aufgefasst). Aber auch in der Feldschicht können wir eine gewisse Gegenseitigkeit mit den unterirdischen Schichtungsverhältnissen erkennen. Wie wir auf der Antennariawiese eine gewisse, wenn auch nicht deutliche Wurzelschichtung festgestellt haben, können wir hier auch eine gewisse Sprossschichtung und zwar mit HULT eine untere, mittlere und obere Feldschicht unterscheiden, obwohl diese Schichtung hier nur sehr relativ aufzufassen ist. Auf den Nardus- und Alchemillawiesen dagegen, wo die Wurzelschichtung äusserst undeutlich entwickelt ist, dürfte die weitere Gliederung der Feldschicht in der Praxis eine Unmöglichkeit sein; hier ist ja eigentlich nur die unterste Schicht in Form einer dichten, 10–12 cm hohen blattreichen Sprossmenge (vgl. S. 18 u. 19) vertreten (die dichte Wurzelmenge hat eine ungefähr ebenso grosse Ausdehnung abwärts wie die dichte Sprossmenge aufwärts!). HULT (1881, S. 66) selbst hat in betreff kraut- und grasreicher Pflanzengesellschaften hervorgehoben, dass hier häufig keine (oberirdische) Schichteneinteilung möglich ist. Mit Hinweis darauf haben wir nur noch einmal die grosse Undeutlichkeit der Wurzelschichtung auf unseren Frischwiesen zu betonen.

Im Hinblick darauf, dass man in einer mehrschichtigen Vegetation, z.B. in Wäldern, im allgemeinen eine mehr oder weniger deutliche Parallelität in der Vertikalerstreckung der verschiedenen

¹ Die Polytrichen, von welchen *Polytrichum juniperinum* auf der Antennariawiese häufig auftritt, wurzeln bekanntlich verhältnismässig tief.

ober- und unterirdischen Schichten bemerken kann, werden wir dazu verlockt, die ev. Gegenseitigkeit auf der Antennariawiese, wo eine Dreischichteneinteilung in der Feldschicht in gewissem Masse als durchführbar erkannt wurde, nachzuprüfen. Wir können hier wahrnehmen, dass einige Grossstauden wie *Knautia arvensis* und *Viscaria vulgaris*, die wir mit HULT zu der obersten Feldschicht gehörend betrachten, sich an den tiefsten Wurzelschichten beteiligen, die sehr typischen Pflanzen der untersten Feldschicht wieder im allgemeinen als Flachwurzler auftreten. Aber Ausnahmen gibt es in Menge: so reichen z.B. *Festuca ovina* und *Achillea millefolium* (meistens steril!), die zu der untersten Feldschicht gehören, mit ihrem Wurzelsystem bis zu den tiefsten Wurzelschichten hinunter, ebenso geht *Antennaria dioeca* verhältnismässig tief. Die gesuchte Parallelität besteht also in der Wirklichkeit nur schwach. Als sehr stark verwischt erweist sie sich auf den Frischwiesen. *Filipendula ulmaria*, *Rumex acetosa* und *Campanula patula* z.B., die man eventuell als zur obersten Feldschicht gehörend erwähnen könnte, sind hier typische Seichtwurzler, *Nardus stricta* aus der untersten Feldschicht dagegen sowohl mit zahlreichen Flach- als ebenso Tiefwurzeln versehen. Es scheint, als deuteten auch diese verwischten Verhältnisse ihrerseits darauf hin, dass von einer Weitertheilung der Feldschicht auf unseren Wiesen, wie schon HULT (1881, S. 66; vgl. auch seine Vegetationsanalysen von den Wiesen S. 128 ff.) ausdrücklich bemerkt, Abstand zu nehmen wäre. Tatsächlich ist man ja in der Praxis von der weiteren Einteilung der HULTschen Feldschicht häufig abgekommen (vgl. DU RIETZ 1921, S. 133).

Hier oben wurde die oberirdische Schichtung der Feldschichtpflanzen im Sinne HULTS erfasst. Das Gesagte hat aber in aller Hauptsache seine Gültigkeit, auch wenn wir mit YAPP (s. S. 180) von einer Schichtung der Transpirations- (bzw. Assimilations-) Organe sprechen wollten.

Wenn wir also die Feststellung machen können, dass in der Feldschicht auf unseren Wiesen keine oder nur eine sehr undeutlich markierte Schichtung zu bemerken ist, scheint die Undeutlichkeit und Vermischtheit der Schichtung im Wurzelbereich der Feldschichtgewächse nicht so befremdend. Wie die oberirdischen Pflanzenteile in den günstigen Lichtverhältnissen der Wiesen sich in einer niedrigen Sprossschicht ohne schichtenweise Verteilung als äusserst

arten- und sprossreiches Gefolge drängen können, so scheinen auch die Wurzeln besonders in dem Frischwiesenboden mit seiner vorteilhaften Wasserführung und seinem grossen Gehalt an Humus von günstiger Beschaffenheit die ihnen zukommende Aufgabe mit hinreichendem Erfolg¹ auch in einer sehr seichten Bodenkrume und ohne deutliche Schichtung erfüllen zu können.

Die Bedingungen, unter welchen eine Wurzelschichtung überhaupt ausbleiben kann, scheinen aber uns nicht klar. Diejenigen uns bekannten anderen Fälle, wo ein Fehlen der Wurzelschichtung bemerkt und ausdrücklich betont wurde und die hauptsächlich die Feldschicht der Waldvegetation betreffen (*Xero-Pteridetum* WOODHEADS 1906, S. 347 u. 397; Laub- und auch Nadelwaldbestände MEYERS 1928, S. 24, und 1932, S. 5 u. 8; Kiefern-mischwald MARKGRAFS 1932, S. 235), vertreten teilweise von den unsrigen und von einander so abweichende Standortverhältnisse, dass sie sich vorläufig einer Beurteilung entziehen. Das ganze Problem der Wurzelschichtung wie auch der Wurzelkonkurrenz überhaupt gehört denn ja auch zu den schwierigsten Fragen der Pflanzenökologie.

So viel scheint uns jedoch klar, dass die unterirdische Schichtung beim Zustandekommen der Pflanzengesellschaften nicht einen so überaus wichtigen Faktor darstellt, wie man sich oft vorgestellt hat.

¹ Wir wollen jedoch darauf aufmerksam machen, dass die Sprossgrösse der Frischwiesenpflanzen, wie aus den in Abschn. V inbetreff der einzelnen Arten angeführten Angaben hervorgeht, eigentlich unerwartet klein ist, die Verzweigung spärlich usw. Ohne Zweifel wären die meisten Pflanzen viel kräftiger, wenn ihnen Möglichkeiten zur Erreichung einer grösseren Wurzeltiefe und zu einer wirklichen Wurzelschichtung gegeben wären.

XI. ZUSAMMENFASSUNG.

Mit der vorliegenden Untersuchung ist auf eine genaue Beschreibung sowie auf einen ökologisch begründeten Vergleich der Wurzelsysteme und Bewurzelungsverhältnisse bei Wiesenpflanzen auf verschiedenen natürlichen Wiesenstandorten hingezielt worden.

Die Untersuchung wurde in aller Hauptsache auf drei verschiedenen Wiesenstandorten in Ostfinnland, auf einer Antennariawiese, einer Narduswiese und einer Alchemillawiese, ausgeführt. Alle drei Wiesen sind sehr alt, niemals gedüngt und in unmittelbarer Nähe voneinander gelegen. Die edaphischen Faktoren dieser sehr einheitlichen Standorte wurden durch mechanische und chemische Bodenanalysen sowie durch Bestimmungen des natürlichen Wassergehalts, der Wasserkapazität, des Porenvolumens, der Grundwasserhöhe, der Bodenreaktion und des CO_2 -Gehalts der Bodenluft ermittelt (Tab. 1–5 u. 8). Der Boden der Antennariawiese besteht aus mittelgrobem Sand, derjenige der Narduswiese aus Feinsand, der in einer Tiefe von 25(20)–30 cm von einer Lehmschicht unterlagert ist; der Boden der Alchemillawiese ist lehmig bzw. tonig, oben sehr mullreich. Die Antennariawiese mit ihrer xerophilen Vegetation (*Festuca ovina*–*Antennaria*–*Thuidium abietinum*-Soziation) gehört zu den Trockenwiesen, die Narduswiese mit ihrer xeromesophilen (*Nardus*–*Deschampsia flexuosa*–*Pleurozium Schreberi*-Soziation) und die Alchemillawiese mit ihrer meso-hygrophilen Pflanzendecke (*Agrostis capillaris*–*Alchemilla pastoralis*–*Rhytidiadelphus squarrosus*-Soziation) zu den Frischwiesen. Die Vegetation der Wiesen ist sehr artenreich; die Anzahl der Gefäßpflanzenarten beträgt auf den drei Wiesen durchschnittlich 24, 30 bzw. 36 pro qm. Die Alchemillawiese zählt durchschnittlich 17 Gefäßpflanzenarten pro qdm, die Keimlinge mitgerechnet 21; im Mittel sind hier 1.1 Individuen bzw. Luftpresse pro qcm vorhanden. Die Dichte der Pflan-

zendecke ist auf den anderen Wiesen geringer, jedenfalls herrscht aber auf allen Wiesen, ganz besonders im Frischwiesenboden, ein ungeheures Wurzelgedränge.

Auf den betr. drei Wiesenflächen (Spezialflächen) wurden die Wurzelsysteme von insgesamt 61 Blütenpflanzenarten näher untersucht, davon 36 Arten auf der *Antennaria*-, 38 auf der *Nardus*- und 53 auf der *Alchemillawiese*. Die Anzahl der auf allen drei Standorten bzw. auf den *Antennaria*- und *Alchemillawiesen* untersuchten Arten beträgt 28. Von den erforschten Arten sind 6 Hapaxanthem, 11 mehrjährige Graminoiden, 44 Stauden.

Die einzelnen Wurzelsysteme wurden möglichst sorgfältig und zwar hauptsächlich mit den Fingern und einem stumpfen Messer bzw. Pfriem freigelegt und ihre Längen-, Verzweigungs-, Richtungs- und Tiefenverhältnisse genau ermittelt, aus Spiritusproben später die Dicke der Wurzeln mikroskopisch bestimmt. Trotz der verworrenen Wurzelverflechtung gelang es doch im allgemeinen, die einzelnen Wurzelsysteme bis zu den Spitzen der meisten Wurzeln I Ordnung freizulegen. Die Anzahl der sorgfältig herausgegrabenen Wurzelsysteme beträgt etwa 500, der weniger sorgfältig blossgelegten etwa 100, also durchschnittlich 10 Wurzelsysteme pro Pflanzenart. Ganz vereinzelte Beobachtungen wurden auch ausserhalb der Spezialflächen angestellt.

Die Wurzelsysteme wie auch die Wurzelausbreitung der einzelnen Pflanzenarten werden S. 29–124 näher beschrieben, und zwar gesondert für die verschiedenen Wiesenstandorte, wo sie herauspräpariert wurden. Eine tabellarische Zusammenstellung der wichtigsten Daten über Wurzellänge, Spitzentiefe und Breite der Wurzelsysteme bei den verschiedenen Pflanzenarten findet man auf S. 134–137.

Die untersuchten Wurzelsysteme lassen sich in 22 physiognomisch-morphologische Formen der Wurzelgestaltung einteilen, mit einer Hauptklassifizierung in 1. Primärwurzelsysteme, 2. Primär- und Nebenwurzelsysteme und 3. Nebenwurzelsysteme und einer weiteren Einteilung nach der verschieden starken Ausbildung der Haupt-, Seiten- bzw. Nebenwurzeln, bei den Nebenwurzelsystemen hauptsächlich unter Berücksichtigung der Gruppierungsweise der Wurzeln auf verschiedenerlei Erdsprossen, der Verzweigungsweise, eines ev. Dimorphismus, in Spezialfällen auch anderer wichtiger Eigenschaften im äusseren Bau. Bei

ein und derselben Pflanzenart kann das Wurzelsystem in Abhängigkeit vom Alter oder auch vom Standort in verschiedenen Gestaltungsformen auftreten. Die Hälfte der aufgestellten Formen ist auf allen drei Wiesenstandorten vertreten. Für die Trockenwiese ist das Vorkommen der Pfahlwurzeln und pfahlwurzelartiger Nebenwurzeln eigen, für die Frischwiesen, namentlich die Alchemillawiese, ein Verkümmern bzw. Fehlen der Hauptwurzeln bei den Pollakanthen und demgemäss eine Förderung der Nebenwurzelbildung auch bei den Zweikeimblättrigen, eine Erscheinung, die sogar so weit führt, dass der bekannte Pfahlwurzler *Trifolium pratense* und der mehrjährige Hapaxanth *Cirsium palustre* sich zu typischen Nebenwurzlern ausbilden.

Die Wurzellänge weist natürlich je nach der Pflanzenart recht grosse Unterschiede auf. Die kürzesten Hauptwurzeln wurden bei *Trifolium spadiceum*, bei welchem sie nur 3–4 (5) cm lang sind, beobachtet, die kürzesten, nur 1–5 cm langen Nebenwurzeln bei *Galium uliginosum*; die längsten Wurzeln, und zwar mit einer Länge von 90–155 cm, hat *Knautia arvensis*. Die Länge der Wurzeln ist bei derselben Pflanzenart auf der trocknen Antennariawiese im allgemeinen beträchtlich grösser als auf den Frischwiesen, wo sie wieder meistens merklich gleich ist. Mehrere Pflanzenarten haben jedoch auf allen drei Standorten ungefähr gleich lange Wurzeln, die Mehrzahl dieser Arten weist aber auf der Trockenwiese eine herabgesetzte Vitalität auf.

Auch der Tiefgang der Wurzeln lässt selbstverständlich bei den verschiedenen Pflanzenarten sehr grosse Unterschiede erkennen. Die seichtesten Wurzeln hat *Galium uliginosum*, bei welcher eine Wurzeltiefe von höchstens 2 cm verzeichnet wurde; die grösste Spitzentiefe, etwa 115 (142) cm, wurde bei *Knautia arvensis* wahrgenommen. Der erwähnte Mindestwert wurde auf der frischen Alchemillawiese, die Höchsttiefe auf der trocknen Antennariawiese festgestellt.

Zur Beurteilung der Bewurzelungsverhältnisse der verschiedenen Pflanzenarten auf den verschiedenen Standorten wurde die allgemeine Tiefe der Bewurzelung für jede Pflanzenart geschätzt und zwar nach den Spitzentiefen der tiefstgehenden Wurzeln, mit Ausschluss der äussersten, nur ausnahmsweise erreichten Spitzentiefen. Auf allen drei Wiesen kommen sowohl sehr seicht

(0–6 cm) und seicht (6–12 cm), als mässig tief (12–30 cm) und tief (30–100 cm) bewurzelte Pflanzenarten vor. Inbetreff der allgemeinen Bewurzelungstiefe unterscheiden sich aber die Trocken- und Frischwiesen recht stark voneinander. Auf der Antennariawiese ist die Tiefwurzeligkeit sehr häufig, auf den beiden Frischwiesen dagegen die Flachwurzeligkeit ganz vorherrschend. Unter dem eigentlichen Bestandeselement, den Quadratmeterkonstanten, sind auf der Antennariawiese die tief bewurzelten Arten mit 77 %, die mässig tief wurzelnden mit 15 %, die seicht bewurzelten mit 0 %, die sehr seicht bewurzelten mit 8 % vertreten; die entsprechenden Prozentwerte auf der Narduswiese sind 8, 8, 59 und 25, auf der Alchemillawiese 9, 18, 50 und 23 %. Im ganzen Artenbestande, in welchem auf der Trockenwiese nicht wenige mehr oder minder standortsfremde Arten vertreten sind, sind die prozentualen Unterschiede zwischen den Tief- und Seichtwurzeln nicht so gross, legen aber unzweideutig dieselbe Richtung an den Tag.

Die meisten sowohl auf der Trocken- als auf den Frischwiesen vorkommenden Arten weisen im trocknen Boden eine viel grössere allgemeine Tiefe der Bewurzelung als in frischen Wiesenboden auf. Arten, die auf allen Standorten ungefähr gleich tief wurzeln, sind jedoch nicht wenig vorhanden. Die meisten von ihnen sind Seichtwurzler und weisen auf den Frischwiesen ein befriedigendes, auf der Antennariawiese aber im allgemeinen ein geschwächtes Gedeihen auf. Auf den beiden Frischwiesen ist die Tiefe der Bewurzelung im grossen und ganzen sehr gleich, doch wurzeln einige wenige Pflanzenarten, in erster Linie einige Pfahlwurzler, auf der trockneren Narduswiese bedeutend tiefer als auf der frischeren Alchemillawiese. Meistens kommt die ausgeprägte Flachwurzeligkeit durch waagerechte oder nur leicht schräge Stellungen der Wurzeln I Ordnung und zwar sowohl der Primär- (auch Pfahl-) als Nebenwurzeln zustande.

Bei der überwiegenden Mehrzahl der untersuchten Wiesenpflanzen sind *a b s o r p t i o n s f ä h i g e* *W u r z e l s p i t z e n* von den oberflächlichsten Bodenschichten bis zu den äusseren Wurzeltiefen vorhanden, häufig mit reichlichstem Vorkommen in den humusreichsten Oberflächenschichten. Nur bei einigen Arten der Antennariawiese wird die hauptsächlichste Absorptionstätigkeit deutlich in grössere Bodentiefen verlegt.

Die *B r e i t e n a u s d e h n u n g* *d e s* *W u r z e l g e r ü s t s*

variiert natürlich je nach der Pflanzenart. Die kleinen Annuellen und Biennen haben nur ein 5–12 cm breites Wurzelsystem, die meisten Graminoiden und Stauden ein 30–50 cm breites, bei den kräftigsten Nebenwurzelsbüscheln beträgt die Breite 70–100 (120) cm. Die Breite der Bewurzelung ist bei derselben Pflanzenart auf den verschiedenen Standorten im allgemeinen ungefähr gleich. Das seitliche Streichen der Wurzeln scheint von den unzähligen Wurzeln der Nachbarpflanzen kaum beeinträchtigt zu werden, sondern die Primärwurzelsäste bzw. Nebenwurzeln streichen anscheinend unbehindert seitwärts in das Wurzelgedränge hinein.

Demgemäss scheint die Form des Wurzelraumes in dem sehr einheitlichen und mit sehr homogener Vegetation bedeckten Wiesenboden sich im allgemeinen recht symmetrisch auszubilden. Die Formen des Wurzelraumes lassen sich sehr häufig als bestimmte Formentypen wie Kegel-, Zylinder-Kegel-, Keulen-, Zylinder-, Scheiben- usw. Formen auffassen. Bei einer kurzen Charakterisierung des Wurzelraumes in natürlichen Böden dürfte die Aufstellung ähnlicher Formentypen gewisse Dienste leisten können.

Die Grösse des Wurzelraumes zeigt nach der Breite und dem Tiefgang des Wurzelsystems grosse Unterschiede und variiert je nach der Pflanzenart. Bei einigen Pflanzen, hauptsächlich bei denjenigen mit besonders radiär-symmetrischem Wurzelsystem, wurde der Kubikinhalt des Wurzelraumes approximativ bestimmt. Die kleinsten Werte mit 0.1–0.2 cdm Rauminhalt weisen die Klein-Hapaxanthen auf, die grössten mit etwa 150 cdm Inhalt einige tiefwurzeln- und horstbildende Gräser. Je nach dem Standort variiert die Grösse des Wurzelraumes bei zahlreichen Arten sogar sehr stark, im allgemeinen parallel mit der Wurzeltiefe; auf der Trockenwiese ist der Wurzelraum gewöhnlich vielfältig umfangreicher als auf den Frischwiesen.

Durch Gewichtsbestimmung der sämtlichen Wurzel- und Rhizommenge aus kleinen (20 × 20 qcm) Bodenquadraten, die als 5 bzw. 10 cm dicke Bodenscheiben sukzessiv von der Oberfläche bis zu den äussersten Wurzeltiefen herausgeschnitten wurden, wurde der Gewichtsanteil der unterirdischen Pflanzenteile in verschiedenen Tiefen des Wiesenbodes ermittelt. Es zeigte sich u.a., dass in den obersten 10 cm des Bodens auf der Antennariawiese 68 %, auf den beiden Frischwiesen 83–88 % des Trocken-

gewichts der gesamten Wurzelmenge vertreten sind, in der 15 cm dicken Oberflächenschicht auf der Antennariawiese 76 %, auf den Frischwiesen nicht weniger als 94—96 %. In etwa 15 (12) cm Tiefe tritt auf den Frischwiesen plötzlich eine starke Verminderung der Wurzelmenge ein, was auf der Antennariawiese indes nicht zu bemerken ist. Auf ein paar Feuchtwiesen und auf einer Nasswiese, die vergleichshalber zur Untersuchung des Wurzelgewichts miteinbezogen wurden, wurde unterhalb der Bodentiefe von 15 cm ein etwas grösserer Teil der Wurzelmenge, ebenso auch eine etwas grössere äusserste Wurzeltiefe als auf den Frischwiesen festgestellt. Mehrere wichtige Konstanten dieser Wiesen senden nämlich ihre mit weiten Interzellularen versehenen Wurzeln bzw. Rhizome in sehr bedeutende Tiefen hinab, auf der Nasswiese erheblich weit unter den Grundwasserspiegel. Das Lufttrockengewicht der unterirdischen Pflanzenteile scheint auf alten Wiesen das Gewicht der Luftpflanze im allgemeinen mehrmals zu übertreffen, am meisten auf der Trockenwiese.

Die Tiefe der Bewurzelung ist offenbar von mehreren Faktoren abhängig. In dem ziemlich trockenen, gut durchlüfteten Boden der Antennariawiese können sich die Wurzeln der meisten hier wachsenden Pflanzenarten positiv geotropisch in die Tiefe suchen und erreichen dann je nach der jeder Art mehr oder weniger zusagenden Bodenfeuchtigkeit und nach den jeder Art eigenen inneren Möglichkeiten verschiedene Bodentiefen. Bei einigen Arten bemerkt man aber schon hier, dass der positive Geotropismus in den oberflächlichsten, eine relativ vorteilhaftere Wasserführung und einen relativ grösseren Nährstoffreichtum aufweisenden Erdschichten durch hydrotropische oder eventuell chemotropische Reize abgestumpft wird, was in einem seitlichen Streichen der Wurzelsysteme in geringer Bodentiefe resultiert.

Die vorherrschende Flachwurzeligkeit auf den Frischwiesen kommt in erster Linie gerade durch eine entsprechende und hier sehr häufige Ablenkung der Wurzeln in Ordnung von der positiv geotropisch bedingten, orthotropen Richtung zustande, teilweise jedoch auch durch das Verkümmern der Pfahlwurzeln bzw. Wachstumshemmung derjenigen Nebenwurzeln, die ihren vertikalen Verlauf beibehalten.

Unter den äusseren Reizen, die die Ablenkung der Wurzeln vom Lote bedingen, dürfte die grösste Bedeutung der zu hohen Ko-

l e n d i o x y d k o n z e n t r a t i o n der Bodenluft schon in verhältnismässig geringer Bodentiefe zukommen. Im Gegensatz zu der Bodenluft des Antennariabodens, wo ein CO_2 -Gehalt von nur 0.2–0.3 % bis zu einer Tiefe von 1 m gefunden wurde, enthält nämlich die Bodenluft der Alchemillawiese im Anfang des Hochsommers schon in einer Tiefe von 15 cm etwa 1 % CO_2 , eine Konzentration, die nach LUNDEGÅRDH für die Wurzeln der meisten Mesophyten als untere Vergiftungsgrenze gilt; in den langen Nässeperioden des Frühjahrs und des Herbsts dürfte diese Konzentration schon viel weiter oben erreicht werden, und besonders zu diesen Jahreszeiten steigt vermutlich der CO_2 -Gehalt der Bodenluft auch auf der Narduswiese schon in recht geringer Tiefe zu Konzentrationen von Bedeutung an. Der Kohlensäureüberschuss, der wahrscheinlich auf eine rege Bodenatmung, besonders aber auf eine u.a. infolge der ausserordentlich dichten, sehr oberflächlichen Wurzelverflechtung stark erschwerte Durchlüftung des Bodens zurückzuführen ist, ruft offenbar aërotropische Krümmungen (die wahrscheinlich besonders im Frühjahr und im frühen Vorsommer, während des regsten Längenwachstums der Wurzeln, ausgeführt werden) hervor, die in waagerechten oder nur leicht schrägen Stellungen der Wurzeln in geringer Bodentiefe resultieren. Dass besonders im Frühjahr und Herbst S a u e r s t o f f d e f i z i t e vorkommen, die ebenfalls zu aërotropischen Krümmungen in der Bodenkrume führen können, dürfte nicht ausgeschlossen sein. Welche Wiesenpflanzen mehr empfindlich gegen eventuelle periodische Sauerstoffdefizite als gegen die hohen Kohlensäurekonzentrationen sind, ist freilich ganz unbekannt, ebenso wie der Grad ihrer Empfindlichkeit. Ganz wie auf der Antennariawiese, dürfte bei nicht wenigen Pflanzenarten der mehr oder weniger horizontale Wurzelverlauf h y d r o t r o p i s c h durch die relativ vorteilhafte Wasserführung oder auch c h e m o t r o p i s c h durch den grösseren Nährstoffgehalt der oberflächlicheren Bodenschichten bedingt sein. Für gewisse Pfahlwurzeln scheint auf der Narduswiese die d i c h t e S t r u k t u r des Untergrundes ein mechanisches Hindernis für die Wurzelerstreckung zu bilden und zu einer horizontalen Biegung an der Lehmgrenze zu zwingen. Oft dürften mehrere tropistische Reize gleichzeitig bestimmend wirken, so dass die vom Senkrechten abweichende Stellung der Wurzeln als eine Resultante des Geotropismus und anderer Tropismen, bei

Pflanzenarten mit Nebenwurzelbüscheln dazu noch korrelativer Beziehungen zwischen den verschiedenen Wurzeln aufzufassen ist. Wenn grössere Wurzeltiefen auf den Frischwiesen vorkommen, dürfen Wurzeln mit relativ grosser Unempfindlichkeit gegen höhere Kohlensäurekonzentrationen oder Sauerstoffdefizite vorliegen.

Auch unter den Faktoren, die eine etwaige Wachstumshemmung der orthotropen Wurzeln bzw. ein Verkümmern oder Deformation, ev. auch Absterben der Hauptwurzeln bei den Pollakanthen herbeiführen, steht wohl der Kohlensäureüberschuss der Bodenluft an erster Stelle. Namentlich in grösseren Bodentiefen ist möglicherweise auch dem Sauerstoffmangel bei den Wachstumshemmungen eine Bedeutung zuzuschreiben.

Eine *Wurzel-schicht-ung* kann — im Gegensatz zu mehreren Angaben in der Wiesenliteratur — bei den Feldschichtpflanzen auf den untersuchten Wiesen nur in sehr bescheidener Form und deutlicher entwickelt nur auf der Antennariawiese, wo die Wurzeltiefe bei zahlreichen Pflanzenarten grössere Werte erreicht, festgestellt werden. Das Fehlen bzw. schwache Entwicklung der unterirdischen Schichtung findet sein Analogon im Fehlen bzw. einer höchst unvollständig ausgebildeten Schichtung der Luftspresse auf den Wiesen. Wie die Blätter besonders auf den Frischwiesen in einer dichten und niedrigen Sprossschicht mit keiner ausgebildeten Schichtung sich drängen, scheinen auch die Wurzeln der überwiegenden Mehrzahl der Wiesenpflanzen recht mutig den Wettkampf in einem ungeheuren Wurzelgedränge eines seichten Wurzelbodens miteinander aufzunehmen. Das Abhandensein oder nur sehr schwache Ausbildung der Wurzelschichtung scheint wenigstens auf den frischen Wiesenstandorten kein Hindernis für einen grossen Artenreichtum zu sein. Aus den vorliegenden Untersuchungen dürfte man auch den Schluss ziehen können, dass die Wurzelschichtung für das Zustandekommen der Pflanzengesellschaften keine Vorbedingung in dem Masse darstellt, wie man sich nicht selten vorgestellt hat.

LITERATURVERZEICHNIS.

- AALTONEN, V. T., 1920, Über die Ausbreitung und den Reichtum der Baumwurzeln in den Heidewäldern Lapplands. *Acta forest. fenn.*, 14, S. 1–55.
- ALECHIN, W.W., 1926, Was ist eine Pflanzengesellschaft? *Beih. zu Repert. spec. nov. regni veget.*, Bd. 37, S. 1–50.
- V. ALTEN, H., 1909, Wurzelstudien. *Botan. Ztg.*, Jahrg. 67, S. 175–199.
- ANDERSON, VIOLET L., 1927, Studies on the Vegetation of the English Chalk. V. The Water Economy of the Chalk Flora. *Journal of Ecology*, 15, p. 72–129.
- BEIJERINCK, M. W., 1886 (1921), Beobachtungen und Betrachtungen über Wurzelknospen und Nebenwurzeln. *Verzamelde Geschriften van M. W. Beijerinck*, II, 1921, S. 7–121.
- BERKMANN, M., 1913, Untersuchungen über den Einfluss der Pflanzenwurzeln auf die Struktur des Bodens. Sonderabdr. a.d. *Internat. Mitteil. f. Bodenkunde*, S. 1–49.
- BORNEMANN, F., 1923, Kohlensäure und Pflanzenwachstum. 2 Aufl., Berlin.
- CAJANDER, A. K., 1917, Metsänhoidon perusteet. II. Porvoo.
- CANNON, W. A., 1911, The root habits of desert plants. *Carnegie Instit. of Washington*, Publ. No. 131.
- , 1925, Physiological features of roots, with especial reference to the relation of roots to aeration of the soil. *Ibid.*, No. 368.
- CASPARY, R., Eine Wruke (*Brassica napus* L.) mit Laubsprossen auf knolligem Wurzel ausschlag. *Schr. d. Physik.-Ökon. Ges. zu Königsberg*, Jahrg. 40, II, S. 109–112.
- DU RIETZ, G. EINAR, 1921, Zur methodologischen Grundlage der modernen Pflanzensoziologie. *Diss. Uppsala*.
- ERIKSSON, G., 1925, Meine Rootkleezüchtungen. *Zeitschr. f. Pflanzenzüchtung*, 10, S. 385–423.
- FLASKÄMPER, P., 1910, Untersuchungen über die Abhängigkeit der Gefäß- und Sklerenchymbildung von äusseren Faktoren nebst einigen Bemerkungen über die angebliche Heterorhizie bei Dikotylen. *Flora*, Bd. 101, n. F. Bd. 1, S. 181–219.
- FREIDENFELT, T., 1902, Studien über die Wurzeln krautiger Pflanzen. I. Ueber die Formbildung der Wurzel vom biologischen Gesichtspunkte. *Flora*, Bd. 91, *Ergänzungsband*, S. 115–208.
- GAIN, E., 1895, Recherches sur le rôle physiologique de l'eau dans la végétation. *Ann. Sc. Nat., VII sér., Bot.*, T. XX, p. 63–215.

- GOEDEWAAGEN, M. A. J., 1932, De groei van het wortelstelsel der planten bij gelijke en bij ongelijke vruchtbaarheid van boven- en ondergrond. Verslagen van landbouwk. onderzoek (Directie v.d. Landbouw, s'Gravenhage), Nr. 38 A, S. 179-199 (mit deutscher Zusammenfsg.).
- 1934, Het onderzoek naar den bouw van het wortelgestel der landbouwgewassen. Natuurwetensch. Tijdschrift, 16. Jaarg., Nr. 6, S. 211-220. Gent.
- HAASIS, F. H., 1921, Relations between soil type and root form of western yellow pine seedlings. Ecology, p. 292-303.
- HEGI, G., 1906-31. Illustrierte Flora von Mitteleuropa, Bd. I-VII München.
- HEILIG, HILDE, 1930, Untersuchungen über Klima, Boden und Pflanzenleben des Zentralkaiserstuhls. Zeitschr. f. Bot., 24, S. 225-279.
- HELLRIEGEL, H., 1883, Beiträge zu den naturwissenschaftlichen Grundlagen des Ackerbaus. Braunschweig.
- HESSELMAN, H., 1900, Om mykorrhizabildningar hos arktiska växter. Bih. t. K. Svenska Vet.-Akad. handl., 26, Afd. III, S. 1-46.
- 1910, Studier öfver de norrländska tallhedarnas föröngningsvillkor. I. Meddel. fr. Stat. Skogsförsöksanst., Häfte 7.
- HILF, H. H., 1927, Wurzelstudien an Waldbäumen. Hannover.
- HÖVELER, W., 1892, Ueber die Verwertung des Humus bei der Ernährung der chlorophyllführenden Pflanzen. Jahrb. f. wiss. Bot., 24, S. 283-315.
- HOLCH, A. E., 1931, Development of roots and shoots of certain deciduous tree seedlings in different forest sites. Ecology, 12, p. 259-298.
- HULT, R., 1881, Försök till analytisk behandling af växtformationerna. Medd. Soc. F. Fl. Fenn., 8, S. 1-155.
- IRMISCH, THILO, 1859, Ueber Lathyrus tuberosus und einige andere Papilionaceen. Botan. Ztg., Jahrg. 17, S. 57-63, 65-72, 77-84.
- JENTYS, S., 1892, Sur l'influence de la pression partielle de l'acide carbonique dans l'air souterrain sur la végétation. Bull. intern. de l'Acad. d. sciences de Cracovie, Compt. rend., p. 306-310.
- KÄSTNER, M., 1920, Die Pflanzenvereine und -bestände des Zschopautales bei Lichtenwalde. 20. Bericht d. Naturwiss. Ges. zu Chemnitz, S. 87-188.
- KALELA, ERKKI A., 1936, Tutkimuksia Itä-Suomen kuusi-harmaaleppä-sekametsiköiden kehityksestä. (Über die Entwicklung der Fichten-Weiss-erlen-Mischbestände in Ostfinnland.) Acta forest. fenn., 44.
- KAMPE, K., 1929, Studien über Bewurzelungsstärke und Wurzeleindringungsvermögen verschiedener Kulturpflanzen. Archiv f. Pflanzenbau, 2, S. 1-48.
- KAUKO, YRJÖ, 1934, Zur Bestimmung der Kohlensäure in der Luft mit Hilfe von pH-Messungen. Zeitschr. f. angew. Chemie, 47, S. 164-167.
- u. CARLBERG, J., 1935, Praktische Ausführung der Kohlensäure-Bestimmung in Gasmischungen mit Hilfe von pH-Messungen. Zeitschr. f. anal. Chemie, 102, S. 393-407.
- KJELLMAN, F. R., 1901, Om arten och omfattningen af det uppbyggande arbete, som under gröningsåret utföres af svenska vågroende, pollakan-tiska växter särskildt örter. Botan. Notiser, S. 251-260.

- KLAPP, E., STÄHLIN, A., u. WACKER, F. W., 1934, Wiesen und Wiesenpflanzen in Mitteldeutschland. IV. Verteilung und Zeigerwert der Arten und Bestände in Wiesen verschiedener Bodenreaktion. Archiv f. Pflanzenbau, 10, S. 533-557.
- KOKKONEN, P., 1931 a, Untersuchungen über die Wurzeln der Getreidepflanzen. Acta forest. fenn., 37, S. 1-144.
- 1931 b, Roots and Root-Systems of Cocksfoot (*Dactylis glomerata*). Maataloustiet. Aikakauskirja (Journ. of the Scient. Agric. Soc. of Finland), 3, p. 33-37. Helsinki.
- KORSMO, EMIL, 1925, Ugress i nutidens jordbruk. Oslo.
- KRAUS, C., 1895, Untersuchungen über die Bewurzelung der Kulturpflanzen in physiologischer und kultureller Beziehung. 3. Mitteil. Wollnys Forsch. a. d. Geb. d. Agrikulturphysik, 18, S. 113-166.
- 1911, Untersuchungen zu den biologischen Grundlagen des Grasbaues. I. Der Wurzelverlauf der Gräser. Fühlings Landw. Zeitung, 60, S. 329-345, 377-401.
- KUJALA, V., 1926, Untersuchungen über die Waldvegetation in Süd- und Mittelfinnland. I. Communic. ex inst. quæst. forest. Finlandie editæ, 10.
- KVARAZKHELIA, T., 1931, Beiträge zur Biologie des Wurzelsystems der Obstbäume. Gartenbauwissenschaft, 4, S. 239-341.
- LAITAKARI, E., 1927, Männyn juuristo, morfologinen tutkimus. (The root system of pine, a morphological investigation.) Acta forest. fenn., 33.
- 1935, Koivun juuristo. (The root system of birch.) Ibid., 41.
- LINKOLA, K., 1935, Über die Dauer und Jahresklassenverhältnisse des Jugendstadiums bei einigen Wiesenstauden. Ibid., 42, n:o 2, S. 1-56.
- 1936, Ängsväxternas rotsystem på olika ängsständorter. Nordiska (19. skand.) naturforskarmötet i Helsingfors, p. 461-463.
- LUNDEGÄRDH, H., 1924, Der Kreislauf der Kohlensäure in der Natur. Jena.
- 1925, Klima und Boden in ihrer Wirkung auf das Pflanzenleben. Jena.
- MARKGRAF, FR., 1932, Aus der Bredower Forst. Ökologie ihrer landschaftstypischen Pflanzengesellschaften. Beih. z. Bot. Centralbl., Bd. 49, Ergänzungsband, S. 227-240.
- MARKLE, M. S., 1917, Root systems of certain desert plants. Bot. Gaz., 64, p. 177-205.
- METSÄVAINIO, K., 1931, Untersuchungen über das Wurzelsystem der Moorpflanzen. Ann. Bot. Soc. Zool.-Bot. Fenn. Vanamo, 1, n:o 1, S. 1-422.
- MEYER, FR. J., 1928, Untersuchungen über den Blatt- und Wurzelwettbewerb in den heimischen Wäldern. 20. Jahresber. d. Vereins f. Naturwiss. zu Braunschweig, S. 19-27.
- 1932, Blatt- und Wurzelwettbewerb im Sommerwald und Nadelwald. Repert. spec. nov. regni veget., Bd. 66, C, Beih., S. 1-23.
- MOLISCH, H., 1884, Über die Ablenkung der Wurzeln von ihrer normalen Wachstumsrichtung durch Gase (Äerotropismus). Sitzungsber. d. Kais. Akad. d. Wiss. in Wien, Math.-naturw. Cl., Bd. 90, 1. Abt., S. 111-196.

- MURÉN, AUNE, 1934, Tutkimuksia vesikasvien juurista. (Untersuchungen über die Wurzeln der Wasserpflanzen.) Ann. Bot. Soc. Zool.-Bot. Fenn. Vanamo, 5, n:o 8, S. 1-56.
- NAUMANN, A., 1932, Zur Ökologie der Bewurzelung pontischer Stauden. Beih. z. Bot. Centralbl., Bd. 49, Ergänzungsband, S. 309-358.
- NILSSON, HJ., 1885, Dikotyla jordstammar. Akad. afh., Lunds Univ. Årsskr., 21.
- NOBBE, FR., 1868, Vegetationsversuche mit Rothklee. Landw. Versuchs-Stationen, Bd. 10, S. 94-101.
- NOYES, H. A., TROST, J. F., a. YODER, L., 1918, Root variations induced by carbon dioxide gas additions to soil. Bot. Gaz., 66, p. 364-373.
- NOYES, H. A., a. WEGHORST, J. H., 1920, Residual effects of carbon dioxide gas additions to soil on roots of *Lactuca sativa*. Ibid., 69, p. 332-336.
- ORTH, A., 1894, Wurzel-Herbarium. Berlin.
- OSVALD, H., 1915, Undersökningar af rotsystemen hos de viktigaste växterna på betesvallarna vid Flahult och Torestorp. Svenska Mosskulturfören. Tidskr., 29, S. 563-574.
- 1919, Untersuchungen über die Einwirkung des Grundwasserstands auf die Bewurzelung von Wiesenpflanzen auf Moorböden. Fühlings Landw. Zeitung, 68, S. 321-340, 370-386.
- PFEFFER, W., 1893, Druck- und Arbeitsleistung durch wachsende Pflanzen. Abh. d. mathem.-phys. Cl. d. Kgl. Sächsischen Ges. d. Wiss., 33, Nr. III, S. 233-474.
- PORODKO, TH. M., 1924, Über den Diageotropismus der Hauptwurzeln bei Maiskeimlingen. I-II. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. 48, S. 405-419.
- 1925, Untersuchungen über den Chemotropismus der Pflanzenwurzeln. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 64, S. 450-508.
- RAUNKIAER, C., 1895-99, De danske Blomsterplanters Naturhistorie. I. København.
- REGEL, K., 1921, Statistische und physiognomische Studien an Wiesen. Acta et Comment. Univ. Tartuensis (Dorpatensis), A, 1.4, S. 1-88.
- REINKE, J., 1871, Untersuchungen über Wachstumsgeschichte und Morphologie der Phanerogamen-Wurzel. Hansteins Botan. Abhandl., Bd. I. Heft 3, S. 1-50. Bonn.
- ROMELL, L.-G., 1922, Luftväxlingen i marken som ekologisk faktor. Meddel. fr. Stat. Skogsförsöksanst., Häfte 19.
- ROTMISTROFF, V., 1926, Das Wesen der Dürre. Dresden u. Leipzig.
- RUSSELL, E. J., a. APPLEYARD, A., 1915, The Atmosphere of the Soil: its Composition and the Causes of Variation. Journ. Agricult. Science, 7, p. 1-48.
- SALISBURY, E. J., 1922, The Soils of Blakeney Point: A Study of Soil Reaction and Succession in Relation to the Plant Covering. Ann. of Bot., 36, p. 391-431.
- 1929, The biological Equipment of Species in Relation to Competition. Journal of Ecology, 17, p. 197-222.
- SCHRÖDER, D., 1926, Unterscheidungsmerkmale der Wurzeln unserer Wiesen- und Weidenpflanzen. Landw. Jahrbücher, 64, S. 41-64.
- SCHULZE, B., 1914, Wurzelatlas. II. Berlin.

- SEELHORST, C. VON, 1898, Der Einfluss, welchen der Wassergehalt und der Reichtum des Bodens auf die Ausbildung der Wurzeln und der oberirdischen Organe der Haferpflanze ausüben. Journ. f. Landw., 46, S. 52-63.
- 1902, Beobachtungen über die Zahl und den Tiefgang der Wurzeln verschiedener Pflanzen bei verschiedener Düngung des Bodens. Ibid., 50, S. 91-104.
- SHERFF, E. E., 1912, The vegetation of Skokie Marsh, with special reference to subterranean organs and their interrelationships. Bot. Gaz., 53, S. 415-435.
- SIERP, H., u. BREWIG, A., 1935, Quantitative Untersuchungen über die Absorptionszone der Wurzeln. Jahrb. f. wiss. Bot., 82, S. 99-122.
- SUKATSCHEW, W. N., SAVENKOVA, A. J., u. NALIWKINA, E. W., 1916, Der Knhaschedworsker stationäre Punkt für Wiesenuntersuchungen. Materialy po organizatsii i kul'turѣ kormovoj ploščadi (Materialien zur Organisation u. Kultur der Futterflächen), 14, S. 1-91. (Russisch.)
- SYLVÉN, N., 1906, Om de svenska dikotyledonernas första förstärkningsstadium. I. K. Svenska Vet. Akad. handl., 40.
- TANSLEY, A. G., u. ADAMSON, R. S., 1925, Studies of the Vegetation of the English Chalk. III. The Chalk Grasslands of the Hampshire-Sussex Border. Journal of Ecology, 13, p. 177-223.
- TROMMER, M., 1926, Der Einfluss des Bodens auf die Wurzelbildung. Fortschr. d. Landwirtschaft, 1, S. 218-221.
- TSCHIRCH, A., 1905, Über die Heterorhizie bei Dikotylen. Flora, Bd. 94, S. 68-78.
- VIRTANEN, ARTTURI I., 1931, Onko kasveilla eri maanlaaduissa erilaiset happamuusvaatimukset. Valion laboratorion julkaisuja. Helsinki.
- 1935, Om växternas förmåga att upptaga jordens organiska beståndsdelar. Beretning fra N.J.F.'s Kongres i København, Juli 1935. Sektion VIII, Nr. 7, S. 1-10. Fortryk.
- VOLK, O. H., Beiträge zur Ökologie der Sandvegetation der oberrheinischen Tiefebene. Zeitschr. f. Bot., 24, S. 81-185.
- VOSS, H., 1929, Das Leben der Gewächse trockener, zur Säuerung neigender Kiefernwälder unter Hervorheben des unterirdischen Anteils der Pflanzen. Bot. Archiv, 25, S. 173-213.
- DE VRIES, HUGO, 1877, Beiträge zur speziellen Physiologie landwirtschaftlicher Kulturpflanzen. II. Wachstumsgeschichte des rothen Klees. Landw. Jahrbücher, 6, S. 893-953.
- WALTER, H., 1927, Einführung in die allgemeine Pflanzengeographie Deutschlands. Jena.
- WARMING, E., 1877, Smaa biologiske og morfologiske bidrag. Bot. Tidskr., 3. Række, 2. Bind, S. 52-130.
- 1884, Om Skudbygning, Overvintring og Foryngelse. Den Naturhist. Foren. Festskrift. København.
- WATERMAN, W. G., 1919, Development of root systems under dune conditions. Bot. Gaz., 68, p. 22-53.

- WEAVER, J. E., 1919, The ecological relations of roots. Carnegie Instit. of Washington, Publ. No. 286.
- »— 1920, Root development in the grassland formation. *Ibid.*, No. 292.
- »— 1925, Investigations on the root habits of plants. *Amer. Journ. of Bot.*, 12, p. 502-509.
- »— 1926, Root development of field crops. New York.
- WITTROCK, V. B., 1884, Om rotskott hos örtartade växter. *Botan. Notiser*, S. 21-37.
- WOODHEAD, T. W., 1906, Ecology of Woodland Plants in the Neighbourhood of Huddersfield. *Linnean Soc. Journ. Bot.*, 37, p. 333-406. Diss. in Zürich.
- WURMBACH, H., 1934, Beiträge zur Kenntnis der Bodenatmung und der Kohlensäurekonzentration der Bodenluft in landwirtschaftlich genutzten Flächen. *Archiv f. Pflanzenbau*, 10, S. 484-532.
- YAPP, R. H., 1908, Sketches of Vegetation at Home and Abroad. IV. Wicken Fen. *New Phytologist*, 7, p. 61-81.
- »— 1909, On Stratification in the Vegetation of a Marsh, and its Relations to Evaporation and Temperature. *Ann. of Bot.*, 23, p. 275-320.

SUOMENKIELINEN SELOSTUS.

NIITTYKASVIEN JUURISTOISTA JA JUURTUMASUHTEISTA ERILAISILLA NIITTYKASVUPAIKOILLA.

Tämä juuritutkimus on tehty Sortavalan Vuorlahdessa. Tutkimuspaikkoina oli kolme vierekkäistä, mutta selvästi erilaista ja hyvin yhdenmukaista niittykasvupaikkaa: *Antennaria*-niitty, *Nardus*-niitty ja *Alchemilla*-niitty. Yksityisiä havaintoja on tehty myös Hattulan Vuohiniemessä.

Maaperällisiä suhteita kullakin kolmella päätutkimuspaikalla on pyritty valaisemaan mekaanisilla ja kemiallisilla maa-analyysillä sekä suorittamalla maan kosteus-, vesikapasiteetti-, huokoistilavuus-, pohjaveden korkeus- ja maan reaktiomääräyksiä sekä tutkimalla maassa olevan ilman CO₂-pitoisuutta (taulukot 1-5 ja 8). Kasvupaikkojen luonnetta valaisevat myös kasvillisuuskuvaukset, joissa esitetään mm. luettelot neliometri-konstanteista (ss. 18-20).

Antennaria-niityllä, jonka kserofiilinen kasvillisuus kuuluu *Festuca ovina*-*Antennaria*-*Thuidium abietinum*-sosiaatioon, on maaperä 1-1.5 m paksultti keskikarkeaa, kuivanlaista, ei aivan ravintoköyhää hiekkaa, jonka reaktio on pH 5.5-6 ja joka pintaosistaan on 8-12 cm paksultti verraten humuspitoista (pH täällä 5.2-5.7); pohjavesi on 2 m syvällä. — *Nardus*-niityllä, missä vallitsee ksero-mesofiilinen *Nardus*-*Deschampsia flexuosa*-*Pleurozium Schreberi*-kasvillisuus, on maaperä 25 (20)-30 cm paksultti hiekkäkö, verraten ravintoköyhää hietaa (hienohiekkaa), jonka reaktio on pH 5-5.5 ja joka pinnalta on 10-12 cm syvälti humuspitoista, aivan pinnalla 2-3 cm paksultti raakaturvemaista (reaktio pintakerroksissa 4.8-5.3); hiedan alla on kovanlaista hiesua, jonka pH-arvo on pintaosissa 6, syvimässä juurimaassa lähes 7; pohjavesi on 1.1 m syvyydessä. — *Alchemilla*-niityllä, jonka meso-hygrofiilinen kasvillisuus kuuluu *Agrostis capillaris*-*Alchemilla pastoralis*-*Rhytidiadelphus squarrosus*-sosiaatioon, on maaperä hiekkäkö tai lievästi kosteahkoa hiesua, hiesusavea tai saveakin, missä pH-arvo alkaen mineraalimaan pintaosien 6:sta nousee syvempänä 7:ään; nullaspitoinen pintakerros on 18-20 cm paksu, pinnempänä, missä reaktio on 5.6-6.1, verraten ravintorikas ja murerakeinen, kaikkein pinnimpana kuitenkin turvemainen (»juuriturvetta»); kastematoja on runsaanlaisesti; pohjavesi on 58-85 cm syvällä. — *Antennaria*-niitty on luettavissa kuivaniittyihin, toiset niityt tuoreniittyihin.

Lajirikkaus niityillä on suuri. Niinpä on putkilokasvien lajiluku m²:iä kohti *Antennaria*-niityllä keskimäärin 24, *Nardus*-niityllä 30 ja *Alchemilla*-niityllä 36. Jälkimmäisellä niityllä on keskimäärin 17 putkilokasvilajia dm²:lla, taimet mukaan lukien 21. Keskimäärin on täällä 1.1 yksilöä tai ilmaversoa jokaisella cm²:llä. Muilla niityillä on tiheys vähäisempi, mutta joka tapauksessa vallitsee niittyjen, ennenkaikkea *Alchemilla*-niityn maassa tavaton juurien tungos.

Mainituilla kolmella niityllä tutkittiin kaikkiaan 61 kukkakasvilajin juuristot, niistä 36 lajia *Antennaria*-, 38 lajia *Nardus*- ja 53 lajia *Alchemilla*-niityllä. 28 kasvilajin juuristoja tutkittiin kaikilla kolmella kasvupaikalla tai ainakin *Antennaria*- ja *Alchemilla*-niityillä. Tutkituista lajeista on 6 hapaksantteja (kerran kukkivia), 11 monivuotisia heiniä tai saroja, 44 monivuotisia ruohoja. Useimmat lajit ovat laajalti levinneitä, yleisiä niittykasveja.

Yksityiset juuristot kaivettiin esille mahdollisimman huolellisesti, pääasiassa sormia, tylsää puukkoa tai naskalia käyttäen. Juuristojen esille kaivaminen suoritettiin yleensä paljastamalla ensin määrätyn yksilön tai versosysteemin pinnimmäiset juuriston osat, sitten vähitellen yhä syvempänä sijaitsevat. Syvällä kovassa hiesussa tai savessa oli juurien seuraaminen toisinaan lopulta aivan mahdotonta. Yleensä juuret kuitenkin saatiin pääkärkiään myöten hyvin esille. Juuristoista tehtiin kaivamistyön ohella tarkkoja havaintoja pituus- ja haarottumissuhteista, kulkusuunnista sekä ulottuvaisuudesta sivuille ja syvälle päin; alkoholiin otetuista näytteistä määrättiin myöhemmin juurten paksuudet. Huolellinen kaivamistyö vaati luonnollisesti varsinkin tuoreniittyjen tavattoman tiheäjuurisessa maassa sekä kärsivällisyyttä että paljon aikaa. Kaikkiaan preparoitiin huolellisesti esille n. 500 juuristoa, vaillinaisemmin n. 100, siis keskimäärin 10 kultakin kasvilajilta.

Saksankielisessä tekstissä kuvaillaan siv. 29-124 kunkin kasvilajin juuristo- ja juurtumasuhteet, erikseen jokaiselta kasvupaikalta, missä tutkimuksia tehtiin. Kuvausten selostamiseen ei tässä ole mahdollisuuksia. I ja II luokan juurien pituussuhteisiin, I luokan juurten kärkisyvyyteen ja juuristojen leveysulottuvaisuuksiin nähden viittaamme vain taulukkoon 6, siv. 134.

Käyttäen jakoperustana varsinkin pää-, sivu- tai lisäjuurien eri voimakasta kehittyneisyyttä, lisäjuurisysteemeissä juurten sijoittumista erilaisilla maaversoilla, lisäjuurten haarottumatapaa ja mahdollista erimuotoisuutta, erikoistapauksissa muitakin tärkeitä rakennepiirteitä, voidaan tutkitut juuristot ryhmittää 22 fysiognomis-morfologiseksi juuristomuodoksi. Nämä ovat seuraavat: a. Pääjuuristomuodot: 1. hapaksanttien pää- ja sivujuuristomuoto, 2. monivuotisten pää- ja sivujuuristomuoto, 3. sydänjuuristomuoto, 4. paalujuuristomuoto, 5. epämuotoisen paalujuuriston muoto. b. Pää- ja lisäjuuristomuodot: 1. pää-, sivu- ja lisäjuuristomuoto, 2. vaakasuoran pääjuuren ja lisäjuurien muoto, 3. paalu- ja lisäjuuristomuoto, 4. sydän- ja lisäjuuristomuoto, 5. vaelusjuuristomuoto. c. Lisäjuuristomuodot: 1. sydänjuurimainen lisäjuuristomuoto, 2. paalujuurimaisten lisäjuurien muoto, 3. pystyjuurakon kimppuuristomuoto, 4. vaakasuorajuurakon tiheäjuuristomuoto, 5. vaaka-

suorajuurakon kärkihaarajuuriston muoto, 6. suikerojuurakon juuristomuoto, 7. rönsyjuurakon matala- ja syväjuuristomuoto, 8. mukulajuurakon juuristomuoto, 9. mukulajuurakon kesäjuuristomuoto, 10. niittyheinien rihmajuuristomuoto, 11. niittyheinien pinta- ja jankkojuuristomuoto, 12. sarojen pinta- ja jankkojuuristomuoto. Samalla kasvilajilla saattavat juuristot kuulua useampiinkin juuristomuotoihin, johtuen siitä, että juuristo voi vaihdella iän tai kasvupaikan mukaan. Puolet kaikista juuristomuodoista tavataan kaikilla kolmella niittykasvupaikalla. Kuivaniitylle on paalujuuren ja paalujuurimaisten lisäjuurien esiintyminen ominaista, tuoreniityille, varsinkin Alchemilla-niitylle, sensijaan pääjuuren surkastuminen tai häviäminen monivuotisilta ruohoilta ja sopusoinnussa tämän kanssa lisäjuuristojen vallitsevaisuus kaksisirkkaisillakin. Pääjuuri kuolee täällä yleensä mm. sellaisiltakin kasveilta kuin *Trifolium pratense* ja *Cirsium palustre*, jotka kirjallisuudessa mainitaan pääjuurikasveina.

Juurten pituus on tietenkin eri kasvilajeilla kovasti erilainen. Lyhimmät I luokan juuret on todettu *Trifolium spadiceum*ilta ja *Galium uliginosum*ilta, joista edellisen pääjuuren pituus on vain 3-4 (5) cm, jälkimmäisen lisäjuurten pituus 1-5 cm: pisimmät juuret oli *Knautia arvensiksella*, sen pääjuurten pituuden ollessa 90-155 cm. Samalla kasvilajilla juuret (I luokan juuret ja osittain juurenhaaratkin) yleensä ovat kuivalla Antennaria-niityllä huomattavasti, jopa hyvinkin paljon pitemmät kuin tuoreniityillä. Näillä taas pituus useimmiten on hyvin samanlainen. Melko monella lajilla juuret ovat kaikilla kolmella niityllä jokseenkin yhtä pitkät. Useimmat näistä lajeista eivät viihdy täysin hyvin kuivalla Antennaria-niityllä eivätkä varsinaisesti kuulukaan kuivaniityn kasvistoon.

Kuten juurten pituus niin juuriston syvyyskin eri kasvilajeilla on suuresti erilainen. Matalimmalti juurtuu *Galium uliginosum*, jonka juuret tunkevat vain 0-1,5 (2) cm syvälle, syvimmältä taas, jopa n. 115 (142) cm syvyydestä, löydettiin *Knautia arvensiksen* juurenkärkiä. Suurimmat syvyyssulottuvaisuudet kuten mm. mainittu 115 cm syvyys, todettiin Antennaria-niityllä; tuoreniityillä suurin havaittu juurten syvyys oli n. 75 cm (*Deschampsia caespitosa* ja *Nardus* Alchemilla-niityllä).

Eri kasvilajien juurtumasyvyys on tutkimuksessa pyritty määrittelemään ei äärimmäistapausten, vaan yleisen juurtumasyvyyden mukaan, millä tässä ymmärretään syvimmälle tunkeutuvien juurien kärkisyvyyttä, jättäen huomiotta yksityiset, ilmeisesti poikkeuksellisen suuret syvyyssulottuvaisuudet. Tämän mukaan arvioiden jokaisella kolmella niityllä on sekä hyvin matalajuurisia (0-6 cm) ja matalajuurisia (6-12 cm) että jokseenkin syväjuurisia (12-30 cm) ja syväjuurisia (30-100 cm) lajeja. Kuiva- ja tuoreniittyjen kesken on kuitenkin yleisessä juurtumasyvyydessä paljon eroja. Kuivaniityllä on syväjuurisuus yleistä, tuoreniityillä vallitsee matalajuurisuus. Konstanttilajeista on Antennaria-niityllä syväjuurisia 77 %, jokseenkin syväjuurisia 15 %, matalajuurisia ei ainoatakaan, hyvin matalajuurisia 8 %; *Nardus*-niityn tutkituilla konstanteilla ovat vastaavat prosenttiluvut 8, 8, 59 ja 25, Alchemilla-niityllä 9, 18, 50 ja 23 %. Koko lajistoon

nähden eivät vastaavat eroavaisuudet tosin ole täysin yhtä suuret, mutta joka tapauksessa hyvin selvästi samanlaatuiset.

Useimmilla lajeilla, jotka kasvavat sekä kuiva- että tuoreniityillä, on yleinen juurtumasyvyys kuivaniityllä paljon suurempi kuin tuoreniityillä. On kuitenkin useampia lajeja, joilla juurtumasyvyys on eri kasvupaikoilla osapuilleen sama. Enimmät näistä ovat matalajuurisia ja viihtyvät tuoreniityillä hyvin, mutta kuivaniityllä huonosti tai heikonpuoleisesti. Kummallakin tuoreniityllä juurtumasyvyys yleensä ovat suunnilleen samanlaiset. Kuitenkin eräät, ensi sijassa paalujuurelliset lajit, tunkevat juurensa Nardus-niityn kuivemmassa maassa huomattavasti syvemmä kuin Alchemilla-niityn kosteammassa maassa. Varsin yleisesti syntyy matalajuurisuus siitä, että I luokan juuret taipuvat vaakasuoraan tai loivasti viistoon asentoon. Tällaisia asentosuhteita huomataan yleisesti sekä pääjuurilla (paalujuurilla-kin) että lisäjuurilla.

Tutkittujen niittykasvien valtavalla pääosalla on imukykyisiä juurenkärkiä niittymaan pintaosista syvimpiin juurenpäihin saakka. Yleisesti on juurenkärkiä runsaimmin mullasrikkaita pintakerroksissa, jopa syvästi juurtuvillakin lajeilla. Ainoastaan muutamilla Antennaria-niityn kasveilla on pääasiallinen imutoiminta keskittynyt verraten syvälle.

Juuristojen leveysulottuvaisuus, joka itsenäisinä yksilöinä tai rajoitettuna versoryhminä kasvavilla lajeilla on helposti määrättävissä, on luonnollisesti eri kasvilajeilla usein varsin erilainen. Samalla kasvilajilla se sensijaan eri kasvupaikoillakin näyttää yleensä olevan kutakuinkin samanlainen. Pienillä 1- ja 2-kesäisillä niittykasveilla juuriston leveys on vain 5-12 cm, useimmilla heinillä ja ruohoilla 30-50 cm, suurimpien lisäjuurikimppujen (*Trollius*, *Filipendula ulmaria*, *Cirsium palustre*) ulottuessa 70-100 (120) cm levyiselle alalle. Eri kasviyksilöiden juuret eivät ilmeisesti-kään vaikuta suurin häiritsevästi toistensa juurien kulkusuuntiin, joten juuret ulottautuvat niittymaan suuresta juuritungoksesta huolimatta verraten säteittäis-tasamukaisesti sivuillepäin.

Niinpä onkin juuristotilan muoto tutkittujen niittyjen yhdenmukaisessa ja hyvin homogeenisen kasvillisuuden valtaamassa maassa yleisesti varsin tasasuhtainen ja silloin verraten helppo määrätä. Juuristotilan muodot yleisesti edustavat määrättyjä muototyyppisiä, joista tärkeimmät ovat kartio-, kartio-lieriö-, petkel-, lieriö- ja kiekkomuodot. Juuristotilan muodon lyhyessä luonnehtimisessa tällaisella muotoluokittelulla on merkitystä.

Juuristotilan koko vaihtelee luonnollisesti juuriston leveyden ja yleisen juurtumasyvyyden mukaan ja on eri lajeilla erilainen. Juuristotilan kuutiosisältö dm^3 :ssä arvioitiin varsinkin eräiltä lajeilta, joilla juuristo on muodoltaan erikoisen tasasuhtainen. Vähäisin, vain $0.1-0.2 \text{ dm}^3$ käsittävä, on juuristotila pienillä 1- ja 2-vuotisilla niittykasveilla, suurin, n. 150 dm^3 , eräillä syväjuurisilla mätäsheinillä. Kasvupaikan mukaan voi juuristotilan suuruus samallakin kasvilajilla paljon vaihdella, ollen tietenkin säännön mukaan sitä suurempi, mitä syvemmälle juuristo ulottuu. Kuten voi

odottaa, on juuristotila samalla kasvilajilla kuivassa *Antennaria-niityn* maassa tavallisesti paljon suurempi kuin hikevässä niittymaassa.

Paitsi yksityisten kasvilajien juuristoja ja juurtumasuhteita tutkittiin myös eri niittykasvupaikkojen juuristomassan määrää erisyyksillä. Seulomis- ja pesumenetelmää käyttäen puhdistettiin pieniltä (20×20 cm²) koealoilta pinnasta alaspäin 5 cm:n, syvempänä 10 cm:n paksuisten maakerrosten elävät kasvinosat maahiukkasista. Täten saadut juurimassat, joista pintakerroksista otetut sisältävät myös jonkin verran juurakoita, punnittiin ilmakeivinä (taulukko 7). Osoittautui, että *Antennaria-niityn* maassa on 10 cm:n paksuisessa pintamaassa juuria 68 % koko juurimäärän painosta, molemmilla tuoreniityillä 83–88 %; 15 cm:n paksuisessa pintakerroksessa on kuivaniityllä juurten painosta 76 %, tuoreniityillä kokonaista 94–96 %. Suunnilleen 15 (12) cm:n syvyydessä vähenee juurien määrä tuoreniityillä äkkiä suuresti, kuivaniityllä taas ei vastaavaa vähenemistä tapahdu, täällä kun juuret yleisesti ulottuvat syvälle. Syvimmät juuret tavattiin seulomismenetelmää käytettäessä kuivaniityllä 110–120 cm:n, tuoreniityillä 60–80 cm:n syvyydestä. Parilta kosteaniityltä ja yhdellä märkäniityltä, joiden juuristomassan määrää myös vertailun vuoksi tutkittiin, todettiin, että näillä on 15 cm:iä syvemmissä maassa juuristojen kokonaispainosta jonkin verran suurempi osa kuin tuoreniityillä ja edelleen, että syvimmät juuret näillä niityillä ulottuvat 80–90 cm:n syvyyteen, paljon pohjaveden pinnan alapuolelle. Märkäniityllä sijaitsee jopa odottamattoman suuri osa juurista pohjavettä sisältävässä maassa. Tämä seikka saanee selityksensä paitsi pohjaveden liikkuvaisuudesta myös useiden vallitsevien kasvilajien juurten ja juurakoiden hyvin kehittyneistä soluvälistöistä. — Maanalaisten kasvinosien ilmakeivapaino todettiin tutkituilla vanhoilla niityillä hyvin suureksi. Yleisesti se näyttää olevan useampia kertoja suurempi kuin maanpäällisten kasvinosien, todennäköisesti suhteellisesti suurin kuivaniityllä.

Juurten syvyyssulottuvaisuus riippuu ilmeisesti monista tekijöistä. Verraten kuivassa, ilmakeivassa *Antennaria-niityn* maassa kykenevät useimpien täällä kasvavien kasvilajien juuret kasvamaan maahakuisesti alaspäin ja saavuttavat kullekin lajille enemmän tai vähemmän soveliaiden kosteussuhteiden ja kunkin lajin juuristolle ominaisen pituuskasvukyvyn mukaisesti eri syvyyksiä. Jo *Antennaria-niityllä* huomaa kuitenkin, että muutamien lajien juurten maahakuisuus kumoutuu kosteus- ja ravintosuhteiltaan suhteellisen edullisessa humuspitoisessa pintamaassa, ja asettuvat juuret hydrotrooppisen tai mahdollisesti kemotrooppisen tai molemmanlaatuisen ärsytyksen johdosta vaakasuoraan tai loivanviistoon asentoon, ulottumatta pintakerroksia syvemmälle.

Tuoreniityillä vallitseva matalajuurisuus aiheutuu ensi sijassa I luokan juurien vastaavanlaisesta, täällä hyvin yleisestä poikkeamisesta maahakuisuuden määräämästä pystysuunnasta, osittain kuitenkin myös siitä, että pääjuuristot surkastuvat ja alaspäin suuntautuvien juurien pituuskasvu jää lisäjuuristoihinkin suhteellisen vähäiseksi.

Ulkoisista ärsykkeistä, jotka kumoavat maahakuisuuden, aiheuttaen I luokan juurilla suuria poikkeamia kohtisuorasta, lienee maassa olevan ilman CO_2 -pitoisuus tärkein. Suoritetut ilma-analyysit (taulukko 8, s. 168) mäyttävät, että päinvastoin kuin *Antennaria-niityllä*, missä ilman CO_2 -pitoisuus on syvälle saakka verraten alhainen (0.3 %), maan ilma tuoreniityillä, varsinkin *Alchemilla-niityllä*, jo melko lähellä pintaa on hyvin hiilihappoista. *Alchemilla-niityllä* CO_2 -pitoisuus on jo keskikesälläkin, jolloin se lienee pienimmillään, n. 15 cm:n syvyydessä 1 %, kohoten siis väkevyyteen, joka LUNDEGÄRDHIN (1924, 1925) mukaan jo alkaa vaikuttaa myrkyllisesti useimpien mesofyyttien juuristoihin; kevät- ja syysmärkyiden aikana CO_2 -pitoisuus nousee huomattavasti suuremmaksikin. Suuri CO_2 -pitoisuus jo pintamaassa aiheutunee osittain vilkkaasta maahengityksestä, mutta varsinkin maan tuuleutuksen hitaudesta, mikä lienee seurausta mm. äärettömän tiheästä juuriverkosta. Liikanainen CO_2 -pitoisuus todennäköisesti aiheuttaa juurten aerotrooppista käyristymistä samaan tapaan kuin MOLISCH jo varhain (1884) on kokeellisesti havainnut. Se myös lienee pääsyyinä pystyjuurien pituuskasvun heikkenemiseen, samoin kuin pääjuuristojen surkastumisiin, epämuotoisuuksiin (kuvat 21 ja 23) ja kenties pääjuurten kärkipuolien kuolemaankin. Nämä ilmiöt ovat *Alchemilla-niityn* maassa suuren hiilihappoisuuden vuoksi yleisemmät ja selvemmät kuin *Nardus-niityllä*, missä CO_2 -pitoisuus on alhaisempi.

Hapen niukkuutta, joka aiheuttaisi juurten vaakasuoria tai loivanviistoja asentoja maan pintakerroksissa, voinee sitäkin sattua pääasiassa kevät- ja syysmärkyiden aikana. Hapen niukkuutta voi myös otaksua osittaiseksi syyksi siihen, että juurten jatkuva piteneminen syvemmissä maakerroksissa estyy. — Juurten taipumusta kasvaa syvälle maahan vanhoja juurikäytäviä, jankkomaan rakoja tai kastematojen käytäviä pitkin, mistä useissa juuritutkimuksissa huomautetaan, ei voitu erikoisemmin todeta.

Monivuotisilla niittykasveilla lienee juurten pituuskasvu voimakkaimmillaan keväisin ja varhaiskesän aikana. Juuri samaan aikaan lienee myös niittymaan ilman CO_2 -pitoisuus erityisen korkea ja happipitoisuus alhainen. Näiden tekijäin merkitys pystysuorasta poikkeavien juuriasentojen synnylle ja pystyjuurten pituuskasvun heikkenemisille on täten sitäkin todennäköisempää.

Kuten *Antennaria-niityllä* niin myös tuoreniityillä voinee juuriston pinnallisuus useilla lajeilla aiheutua hydrotrooppisesti, kosteushakuisesti maan mullasrikkaiden pintakerrosten verraten edullisesta kosteudesta tai myöskin, osittain tai kokonaan, samojen pintakerrosten suhteellisen ravintoainerikkauden kemotrooppisesta vaikutuksesta.

Erinäisille paalujuurille näyttää *Nardus-niityn* jäykänlainen hiesujan kko olevan esteenä syvemmä tunkeutumiselle, paalujuuren kärkipuoli kun äkkiä käyristyy vaakasuora-asentoon pitkin hiesun pintaa.

Maan erilaisella reaktiolla eri syvyyksissä ei voine olla osuutta matalajuurisuuden synnyssä ja tuskinpa pinta- ja syvempien maakerrosten lämpötilaeroillakaan.

Usein vaikuttanevat juurten suuntautumisiin useammanlaatuiset tro-

pistiset ärsytykset samanaikaisesti, niin että luotiviivasta poikkeavat juurten asennot tällöin ovat ymmärrettävät geotropismin ja muiden tropismien resultanttien mukaisiksi; lisäjuuristoissa merkinnevät lisäksi paljon vastavaissuhteiset vaikutukset eri juurien kesken.

Kasveilla, joiden juuria tunkeutuu syvälle tuoreniittyjen maaperään, lienevät syvälle ulottuvat juuret suhteellisen kestäviä suurehkoja CO₂-väkyyksiä tai myös hapen niukkuutta vastaan.

Tutkituilla niityillä on maanalaisten osien kerroksellisuutta, ns. j u u r i s - t o k e r r o k s e l l i s u u t t a, todettavissa verraten selväpiirteisenä pohja-(sammalia ja jäkäliä) ja kenttäkerrosten kasvien kesken. Sensijaan on, päinvastoin kuin eräät toiset tutkijat julkaisuissaan niityiltä esittävät, juuristokerroksellisuus kenttäkerroskasvien parissa heikkoa ja varsin epäselvää. Vain Antennaria-niityllä, jolla syväjuurisuus on yleistä, huomataan erinäisten lajiryhmien osittain välttelevän keskinäistä kilpailua sijoittamalla juuristojensa pääosan eri maasyvyysksiin. Kenttäkerroksen kasvien puuttuvaa tai vähäistä juuristokerroksellisuutta vastaa hyvin kerroksellisuuden puute tai epäselvyys maanpäällisten kasvinosien kesken. Kuten valtava pääosa yhteyttävistä ja haihduttavista versonosista kykenee vanhoilla tuoreniittyillä ahtautumaan hyvin tiheäksi ja matalaksi ruohikoksi, jossa kerroksellisuutta ei voi havaita, niin myös niiden veden- ja ravinnonottoelimet näkyvät pysyvän tungeksimaan, keskenään rohkeasti kilpaillen, hyvin matalassa pinta-maassa. Lajirikkaus on kaikesta huolimatta suuri, jopa suurin Alchemilla-niityllä, missä juuristojen kerroksellisuus on kaikkein vähäisin. Näyttää siltä, kuin olisi juuristokerroksellisuuden merkitystä kasviyhdyksuntien synnylle kirjallisuudessa osittain melko lailla liioiteltu.

